

# **A földrajzi távolság és a környezeti faktorok szerepe a páncélosatka közösségek kis- és nagyléptékű mintázatképzésében**

Gergócs Veronika Eszter

Doktori értekezés

Eötvös Loránd Tudományegyetem

Biológia Doktori Iskola (vezető: Dr Erdei Anna)

Ökológia, konzervációbiológia és szisztematika

Doktori Program (vezető: Dr Podani János)

Témavezetők:

Dr Podani János DSc., egyetemi tanár

Dr Hufnagel Levente DSc., egyetemi docens

Kutatóhely:

MTA-ELTE-MTM Ökológiai Kutatócsoport

2015

# Tartalom

<b>TARTALOM</b>	<b>2</b>
<b>I. BEVEZETÉS</b>	<b>4</b>
1. A páncélosatkák globális biogeográfiája	4
2. A térbeli lépték és az élőhely minőségének szerepe az oribatidák elterjedési mintázatában	7
3. Lokális mintázatképző környezeti faktorok: mikrokozmosz kísérlet	9
4. A természetes változatosság és az ember okozta változások viszonya páncélosatka közösségekben	15
<b>III. CÉLKITŰZÉSEK</b>	<b>17</b>
<b>IV. ANYAG ÉS MÓDSZEREK</b>	<b>18</b>
1. A páncélosatkák globális biogeográfiája	18
2. A térbeli lépték és az élőhely minőségének szerepe az oribatidák mintázatában	20
3. Lokális mintázatképző környezeti faktorok: mikrokozmosz kísérlet	22
4. A természetes változatosság és az ember okozta változások viszonya páncélosatka közösségekben	27
<b>V. EREDMÉNYEK</b>	<b>30</b>
1. A páncélosatkák globális biogeográfiája	30
Faj szint	30
Génusz szint	32
Család szint	33
2. A térbeli lépték és az élőhely minőségének szerepe az oribatidák mintázatában	34
3. Lokális mintázatképző környezeti faktorok: mikrokozmosz kísérlet	37
A kezelések hatása az oribatida közösségekre, módszertani szempontok	37
Az oribatida közösségek fajszáma és abundanciája	37
Közösségszerkezet	39
Szaporodási mód	41
Táplálkozás	42
Háttérváltozók elemzése	42
4. A természetes változatosság és az ember okozta változások viszonya páncélosatka közösségekben	45
A Shannon-diverzitás	45

A Berger-Parker index .....	45
Jaccard hasonlósági index (prezencia-abszencia adatsor).....	46
A Bray-Curtis hasonlósági index (abundancia adatok) .....	47

## **VI. MEGVITATÁS..... 49**

<i>1. A páncélosatkák globális biogeográfiája .....</i>	<b>49</b>
Módszertani szempontok .....	49
Az oribatidák biogeográfiája.....	50
<i>2. A térbeli lépték és az élőhely minőségének szerepe az oribatidák mintázatában .....</i>	<b>52</b>
<i>3. Lokális mintázatképző környezeti faktorok: mikrokozmosz kísérlet.....</i>	<b>55</b>
A kezelések hatása az oribatida közösségekre, módszertani szempontok.....	55
A szubsztrát típusának hatása az oribatidákra .....	56
<i>4. A természetes változatosság és az ember okozta változások viszonya páncélosatka közösségekben .....</i>	<b>60</b>

## **VII. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS KITEKINTÉS ..... 63**

## **VIII. ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK..... 65**

## **IX. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS ..... 66**

## **X. ÖSSZEFOGLALÓ..... 67**

## **XI. ABSTRACT ..... 68**

## **XII. IRODALOMJEGYZÉK ..... 69**

## **I. FÜGGELÉK ..... 85**

## **II/A FÜGGELÉK..... 86**

## **II/B FÜGGELÉK..... 87**

## **III/A FÜGGELÉK..... 90**

## **III/B FÜGGELÉK..... 91**

## I. Bevezetés

A hasonló életmódú és ökológiai funkciójú élőlényközösségek mintázatképződésében két fontos tényező játszhat szerepet: a környezeti faktorok (összhangban a niche-elmélettel) és a diszperziós limitáltság (neutrális-elmélet; Caruso és mtsai 2012; Keil és mtsai 2012). A niche-elmélet szerint az élőlények ott fordulnak elő, ahol a biotikus és az abiotikus faktorok kedvezőek számukra, közösségi összetételük korrelál a megfelelő környezeti tényezők változásával. A neutrális elmélet szerint a közösség változatossága független a környezeti változóktól, és inkább csak az élőlények saját és a fizikai környezetük diszperziós korlátai határozzák meg elterjedési mintázatukat. Ma már nem az a kérdés, hogy melyik elmélet az érvényes, hanem hogy melyik játszik fontosabb szerepet (Caruso és mtsai 2012). A válasz megismerésére az egyik legmegfelelőbb módszer a közösségek több térbeli skálán történő vizsgálata.

Értekezésemben a talajban élő páncélosatka közösségek szerkezeti mintázatképződését ebből a két szempontból közelítettem meg. A tanulmányt végigkíséri a taxonómiai szint és mennyiségi kontra minőségi adatok használatának kérdése. A dolgozat négy része négy kutatást mutat be. Először egy rövid elemzés keretében kétféle távolságfüggvényt alkalmazó osztályozásokat és ordinációkat hasonlítok össze a béta-diverzitás komponenseinek értékeivel a hét faunabirodalom oribatida faunájának felhasználásával, vagyis a globális szintű elterjedési mintázatot vizsgálom. A második részben az eltérő térbeli skálák jelentőségét vizsgálom a páncélosatka génuszok mintázatképződésében prezencia-abszencia adatok segítségével, melybe belevontam a habitat és mikrohabitat minőségének szerepét. A harmadik részben kísérletes módon vizsgálom az avar, mint mikrohabitat minőségének jelentőségét a páncélosatkák közösségszerkezet alakulásában. A negyedik részben az oribatida közösségek antropogén hatásokra adott válaszát vizsgálom. Itt összevetem, hogy faj- és génusz szinten mely diverzitási vagy hasonlósági indexekkel lehet legjobban kifejezni a természetes élőhelyek valamint a bolygatott és referenciaként szolgáló élőhelyek közti különbséget.

### *1. A páncélosatkák globális biogeográfiája*

A talajban élő oribatidák (Acari, Oribatida alrend) az egész Földön elterjedtek. Előfordulnak mindegyik biomban a trópusi esőerdőktől kezdve, a sivatagokon át a sarkvidéki sziklás szigetekig változó szárazföldi élőhelyeken (Maraun és mtsai 2007), de az édesvizekben is megtalálhatók (Schatz és Behan-Pelletier 2008). Legfőképpen talajlakó állatok, de élnek a lombkoronában, a fák kérgén, mohában, zuzmóban, ahol bomló szerves anyag és/vagy szaprofita vagy mikorrhiza gombák megtalálhatók (Behan-Pelletier 1999). A legtöbb természetes élőhelyen jelentős abundanciával fordulnak elő. Legnagyobb egyedszámban a

mérsékelt övi lombdőkben és tűlevelű erdőkben élnek, ahol akár 20 000-400 000 egyed is előfordulhat négyzetméterenként (Maraun és mtsai 1998). Emellett fajszámuk is igen kiemelkedő, ugyanis egy adott élőhelyen akár 60-120 fajt is számolhatunk (Maraun és mtsai 1998). Mostanáig kb 10 000 páncélosatka fajt írtak le (Subias 2015), de ez a szám természetesen tovább emelkedik. Nagy elterjedtségük feltehetően annak köszönhető, hogy közel 400 millió évvel ezelőtt jelentek meg a Földön (Norton és mtsai 1988), és a nagy Pangea kontinens feldarabolódása előtt a legtöbb ma is élő csoportjuk már az egész világon elterjedt lehetett (Hammer és Wallwork 1979).

Habár az ízeltlábúak teszik ki a szárazföldi állatfajok és egyedek nagy részét (May 1988), a globális biogeográfiai vizsgálatokat főleg szárazföldi gerinceseken végzik el (Proches és Ramdhani 2012). A nagyszámú tanulmány és adatsor ellenére csak kevés globális vizsgálat készült ízeltlábúakról vagy egyéb gerinctelen állatokról (Davis és mtsai 2002; Kalkman és mtsai 2008; Segers 2008; Balsamo és mtsai 2008). Széles előfordulásuk ellenére a páncélosatkák globális elterjedési mintázatát is csak kevés tanulmány vizsgálta (Proches és Marshall 2001; Maraun és mtsai 2007; Schatz és Behan-Pelletier 2008). A legátfogóbb vizsgálatot eddig Hammer és Wallwork (1979) végezte el a kontinensek génuszainak kapcsolatait elemezve. Leíró jellegű munkájukban arra sorakoztattak fel bizonyítékokat, hogy az oribatidák globális elterjedését a lemeztektonikus mozgások erősen befolyásolták. Ezt a nézetet fosszilis leletek, a kozmopolita génuszok nagy száma és az oribatidák korlátozott diszperziós képessége támasztja alá. Schatz (2004) a Föld összes biogeográfiai régiójának és alrégiójának oribatida faunáját hasonlította össze a Sørensen hasonlósági függvénnyel faj és génusz szinten. Faj szinten igen erősen különböztek egymástól a régiók. A legjobban a Palaearctis, Nearctis és Orientalis régiók hasonlítottak egymásra. A kisszámú tanulmány ellentétben áll a rendelkezésünkre álló nagy adatbázisok kínálta lehetőségekkel. Egy globális elterjedésű és nagy fajszámú ízeltlábú csoport ismerete lehetővé teheti, hogy a gerinctelen állatok globális mintázatával foglalkozó, rendkívül hiányos irodalmat kibővítsük.

Tanulmányomban a legidősebb adatbázist (Subias 2015) és több vizsgálati módszert felhasználva hasonlítottam össze a hét faunabirodalom páncélosatka faunáját. Két távolsági index felhasználásával ordinációkat és osztályozásokat végeztem el a faunabirodalmak közti hasonlósági viszonyok meghatározásához. A három taxonómiai szinten (faj- génusz és család) elvégzett elemzések eredményeit végül gerinceseken végzett vizsgálatok irodalmi eredményeivel vetettem össze.

Az oribatidák globális elterjedési elemzésén túl módszertani újítást is alkalmaztam. A biogeográfiai vizsgálatok általában a vizsgálati egységeket, azaz élőhelyeket vagy biogeográfiai régiókat hasonlósági vagy távolsági indexek használatával elemzik. Amikor prezencia-abszencia adatok állnak rendelkezésre egy nagy térbeli léptéket átfedő adatbázishoz, az egységek közötti hasonlósági viszonyokat legtöbbször

többszörözött módszerekkel, osztályozással és ordinációval fejezik ki. Ebben a folyamatban fontos szerepet kap a hasonlósági vagy távolsági függvény. A Jaccard-indexet széles körben alkalmazzák globális elterjedési mintázatelemzésekhez (Pl. Hedenäs 2007; Qian és Ricklefs 2007), értékét azonban nagymértékben befolyásolja a két összehasonlítandó földrajzi egység fajszáma (Kreft és Jetz 2010), mivel a két egység közös fajszáma a két fajlista uniójához van viszonyítva. Ennél fogva gyakran alkalmazzák a Simpson-indexet két egység hasonlóságának kifejezésére, amely úgy számol, „mintha a két egység egyformán fajgazdag lenne” (Gaston és mtsai 2007; Malard és mtsai 2009; Baselga 2010; Kreft és Jetz 2010). E függvény gyengeségei miatt azonban gyakran más indexekkel is összehasonlítják, mint például a Jaccard- (Gaston és mtsai 2007) vagy a Sørensen-indexszel (Baselga és mtsai 2012). Más hasonlósági függvényeket is használnak biogeográfiai egységek összevetéséhez, de egyik koefficiens sem képes kifejezni önmagában két összehasonlított közösség minden szerkezeti különbségét.

A béta-diverzitást szintén gyakran alkalmazzák nagyléptékű térbeli mintázatok vizsgálatára, amivel a mintavételi egységek közötti fajösszetételbeli változatosságot fejezik ki (Whittaker 1960). A béta-diverzitást többféle módon definiálják és mérik (Anderson és mtsai 2011), és sok esetben éppen a hasonlósági indexek komplementereként értelmezik (pl. Qian és Ricklefs 2007). Ennél fogva a hasonlósági indexek és a béta diverzitás kiszámítása két adott vizsgálati egység esetében ugyanazon tényező két oldalról való megközelítését jelentheti. Sok szerkezeti tulajdonság azonban elveszhet, ha csak egy mérőszámot használunk az összehasonlításokhoz (Podani és Schmera 2011). A béta-diverzitás térbeli és időbeli megváltozásának tanulmányozásával fényt deríthetünk ökológiai és biogeográfiai mintázatok és folyamatok elveire, továbbá segíthet megérteni azokat a folyamatokat, melyek létrehozzák és fenntartják a diverzitást (Noda 2004; Lindo és Winchester 2008).

A béta-diverzitás mellett szimultán módon érdemes más közösségi változókat is figyelni az ökológiai mintázatok pontosabb feltárásához. Ilyen változók lehetnek a beágyazottság, a fajkicserélődés és a fajszámbeli egyezés vagy különbség (Podani és Schmera 2011). Két vizsgált közösség beágyazottnak számít, amikor a kisebb fajszámú közösség részben vagy teljesen a nagyobb közösség részhalmaza (Baselga 2010; Carvalho és mtsai 2013). A beágyazottságnak többféle megközelítése létezik. Baselga (2010) munkájában a Sørensen távolság függvénnyel kifejezett béta-diverzitást bontotta fel nem additív módon beágyazottságra és fajkicserélődésre. Podani és Schmera (2011) megközelítése szerint a Jaccard távolsági indexszel kifejezett béta-diverzitást két összeadható alkotó elemmé lehet felbontani, a fajcsere és a fajszámbeli különbség okozta különbségekre. Carvalho és mtsai (2013) szerint az utóbbi megközelítés ökológiai és algebrai szempontból jobban tükrözi a két fontos béta-diverzitást meghatározó folyamatot, a fajkicserélődést és a fajvesztést (vagy fajszerzést). A Podani és Schmera (2011) által fejlesztett új módszer

szerint a prezencia-abszencia adatokból nyerhető ökológiai és biogeográfiai információkat tovább bővíthetjük, ha a mintavételi egységeinknél páronként kiszámoljuk a hasonlóságot, a viszonylagos fajkülönbséget és a viszonylagos fajkicserélődést. E három index közül kettő-kettő kombinációjából származtatható béta-diverzitás, egymásba ágyazottság és fajösszetételbeli hasonlóság. Mivel három-három index érték mindig egy egészet ad ki összegként, egy objektumpár az ún. simplex háromszögön a csúcshoz illetve az oldalfelező pontokhoz igazodva ábrázolható.

A hasonlósági indexek mellett a béta-diverzitási összetevők alkalmazásával az ökológiai közösségek több fontos szerkezeti jellemzőjét is feltárhatjuk. Több vizsgálat is alkalmazza külön-külön ezeket a megközelítéseket, de eddig csak kevés tanulmányban jelent meg e két módszer kombinálása (pl. Foggi és mtsai 2014). A klasszifikáció és ordináció használatának megvannak a hiányosságai, melyeket pótolni lehet a béta-diverzitás összetevőinek elemzésével. Tanulmányomban tehát a hét faunabirodalom oribatida faj-, génusz- és család listáinak összehasonlítását ordinációkkal és osztályozásokkal végeztem el, mely eredményeket összevetettem a Podani és Schmera (2011) által kifejlesztett béta-diverzitás komponenseit szemléltető módszer eredményeivel.

## *2. A térbeli lépték és az élőhely minőségének szerepe az oribatidák elterjedési mintázatában*

Az ökológiai folyamatok feltárásához elengedhetetlenül fontos a folyamatokban részt vevő élőlényközösségek tér- és időbeli mintázatát megérteni (Watt 1947). A közösségek térbeli mintázatát a múlt és a jelen geológiai, migrációs és ökológiai kölcsönhatásai határozzák meg (Qian 2009). A közösségi szintű mintázatelemzés egyik fontos eszköze a béta-diverzitás vizsgálata. A béta-diverzitás mértékét a vizsgált élőlények mérete, diszperziós képessége és niche-korlátai mellett a mintavételi eljárás is befolyásolja (Lindo és Winchester 2009; Qian 2009). Általános jelenség az élővilág elterjedési mintázataiban, hogy a távolsággal csökken a fajösszetételbeli hasonlóság, növekszik a béta-diverzitás, de ennek mértéke a fenti tulajdonságok szerint eltérő lehet a különböző élőlény csoportoknál (Soininen és mtsai 2007; Keil és mtsai 2012). A vizsgálat léptéke tehát hatással lehet a térbeli mintázatokra. Az oribatida közösségek nagy helyi ( $\alpha$ -) diverzitásához képest a Földön nincsen sok fajuk (kb 10 300, Subias (2015) alapján), ezért Maraun és mtsai (2007) szerint alacsony a béta-diverzitásuk, továbbá a gyakori fajok egy része is szélesen elterjedt (Gulvik 2007). Ezt a jelenséget számszerűen globális és lokális térléptékek összevetésével, valamint más élőlénycsoportokkal való összehasonlítással azonban még nem mutatták ki.

A talajlakó oribatida közösségek esetében a mai napig fontos kérdés, hogy a közösségek összetételét a térbeli lépték és az élőhely minősége közül mely faktorok határozzák meg elsősorban (Zaitsev és Wolters 2006). A páncélosatka közösségek regionális béta-diverzitásának tanulmányozása során sokan vizsgálták,

hogy a közösségi szerkezet felépítésében milyen arányban vesznek részt a környezeti faktorok és a térbeli elhelyezkedés (pl. Borcard és Legendre 1994). A mintázatok nagy részét nem lehetett a vizsgált környezeti faktorokkal magyarázni, miközben a térbeliség okozta a legnagyobb varianciát a közösségi mintázatokban (Borcard és Legendre 1994; Lindo és Winchester 2009). Hasonló következtetésre jutottak Keil és mtsai (2012), amikor több állatsoportnál vizsgálták a béta-diverzitás léptékfüggését környezeti és tájhasználati változók mellett. Főleg a földrajzi távolság magyarázta a béta-diverzitást madarak, hüllők, kételtűek, lepkék és edényes növények európai fajlistái alapján.

A környezeti tényezők és a térbeliség szerepét Lindo és Winchester (2009) a következő módon közelítették meg egy kanadai mérsékelt övi esőerdőben. Térben hierarchikusan egymásba ágyazott egységeken belüli béta-diverzitást mértek fákon lévő ún. „függő talajok”-on és a fák körül vett talajminták között. Az egységek a következők voltak: minták (fák lombkoronájából és mellettük a talajból), a vizsgált fák, a fák élőhelyéül szolgáló erdő, és három különböző vízgyűjtő területhez tartozó erdő. Azt találták, hogy a talaj esetében az oribatida közösségek változatossága az egyes mintavételi egységek közötti távolsággal korrelált, nem a környezeti faktorokkal (pl. nedvességtartalom), és nagyobb volt a béta-diverzitás a fákon gyűjtött mintákhoz képest. A fákon élő közösségek esetében tehát kisebb volt a béta-diverzitás, és a közösség szerkezete jobban függött a környezeti faktoroktól. A szerzők lehetségesnek tartják, hogy míg a fákon élő páncélosatkák jobban ki vannak téve a klimatikus fluktuációnak, a szél útján azonban távolabbra jutnak, lecsökkentve ezzel a béta-diverzitás értékét regionális szinten. A talajban élő közösségek azonban viszonylag homogénabb és védettebb élőhelyen vannak, de a hosszú távú diszperzió limitált. A térbeliség és a diszperzió korlátossága tehát fontos mintázatképző az oribatida közösségek habitat vagy regionális szintű mintázatképzésében.

Ha nagyobb térléptéknél figyeljük meg egy adott élőlényközösség összetételét, akkor a távolságon és a klimatikus változókon túl érdemes az élőhely típusát is vizsgálni. Keil és mtsai (2012) a környezeti tényezők mellett a tájhasználati módok szerint is figyelték több állatsoport béta-diverzitásának skálafüggését Európában, de csak a távolság bizonyult fontos változónak. Erdmann és mtsai (2012) oribatida közösségeket vizsgáltak többféle erdőtípusban Németország három távolabbi régiójában, és ők is azt találták, hogy a regionális faktorok erősebb mintázatképző tulajdonsággal bírtak az erdők típusához képest. A fás és fátlan társulások fajösszetétele között nagyobb különbségek jöhetnek létre oribatida közösségek esetében még kisebb távolságon belül is (pl. Kallimanis és mtsai 2002). Nagyobb térbeli léptékeket magába foglaló elemzést végzett Zaitsev és Wolters (2006) Európán belül. A nagyobb távolság nagyobb különbséget eredményezett a közösségek között több száz kilométeres távolságból, de nem találtak szoros összefüggést a környezeti változók és a közösségek változatossága között. Egy korábbi



vizsgálatunkban pedig kimutattuk, hogy azonos típusú élőhelyről származó oribatida génusz listák hasonlóbbak lehetnek eltérő kontinensek között, mint azonos kontinensről származó minták esetében az eltérő élőhelytípusok (Balogh és mtsai 2008). Nagyobb térléptékeken belül tehát nem tisztázott eddig, hogy a távolság vagy az élőhely típusa-e a fontosabb mintázatképző tényező.

Egy adott élőhelyen belül a mikrohabitatok, azaz a különböző típusú szubsztrátok oribatida közösségei között is nagy lehet a különbség (pl. Karasawa és Hijii 2004; Gergócs és mtsai 2011). Az oribatida közösségek lokális, azaz mikrohabitat szintű mintázatképzését más tényezők irányíthatják, mint a regionális vagy globális elterjedési mintázatait.

A legtöbb, páncélosatka közösségekkel kapcsolatos vizsgálatot faji szinten végezték el, általában kisebb régiókon belül. A génusz szint alkalmazását is javasolták bioindikációs célra a taxonómiai feldolgozás meggyorsítása érdekében, miután azt találták, hogy emberi tevékenység hatására bekövetkezett változások így is kimutathatók (Caruso és Migliorini 2006). Hammer és Wallwork (1979) összes kontinensre kiterjedő elemzését génusz szinten végezték el. Schatz (2004) szintén globális szintű munkájában kimutatta, hogy az egyes biogeográfiai régiók és alrégiók között nagyon kicsi a hasonlóság faji szinten. Lehetségesnek tartom, hogy magasabb térbeli léptékű (regionális, globális) mintázatelemzéseknél a taxonómiai szintet is érdemes megemlíteni, hogy a releváns információ ne vesszen el a részletekben.

Tanulmányomban az oribatida közösségek hierarchikus térléptéken alapuló mintázatait a szubsztráttól (minta) a globális szintig vizsgáltam, és a térléptéken túl figyelembe vettem a mikrohabitat és az élőhely minőségét is. Elemzéseimben azonos és különböző típusú (mikro)habitatok génusz szintű prezencia-abszencia adatsorait hasonlítottam össze. A páncélosatkák béta-diverzitási, beágyazottsági, génuszsám hasonlósági változóit Podani és Schmera (2011) módszerével vizsgáltam. A legkisebb egység a szubsztrát (mikrohabitat) volt, amelynek oribatida közösségeit mindig egy-egy adott élőhelyen belül vizsgáltam. A génusz szinten kiszámított közösségi indexeket a szubsztrát minősége szerint vettem össze. A következő egység az élőhely, melynek oribatida génusz listái összevont mintavételekből adódik. Itt az élőhely típusán túl az egyes site-ok közötti távolságot is figyelembe vettem. A legkisebb távolságot azzal fejeztem ki, hogy egy adott ország élőhelyeinek adatsorait hasonlítottam össze. A második szint az országban való eltérést, a harmadik a kontinens szinten való eltérést jelentette.

### *3. Lokális mintázatképző környezeti faktorok: mikrokozmosz kísérlet*

A globális elterjedési mintázatképződés mellett egy helyi szinten igen fajgazdag és abundáns élőlénycsoport esetében hasznos ismerni a lokálisan ható mintázategyeztető törvényszerűségeket is. Az

erdei talajok szervesanyagban gazdag rétegeiben az egyik legnagyobb faj- és egyedszámban élő ízeltlábú csoport a páncélosatkáké. Egy négyzetméteren akár 60-120 faj és 20 000-400 000 egyed is előfordulhat (Maraun és mtsai 1998). A lágyszárú növényi közösségekhez hasonlóan a páncélosatka asszociációknál is jelentős ökológiai feladat a mintázatok ismeretén túl a különböző élőhelyek közösségei között mérhető különbségek és hasonlóságok okainak feltárása. Lokális szinten is felvetődhet a kérdés, hogy melyik a fontosabb közösségi összetételt befolyásoló tényező, a környezeti faktorok vagy az állatok sztochasztikus diszperziója (Caruso és mtsai 2012; Maaß és mtsai 2015). Kisebb térbeli léptékben, azaz a mikrohabitatok szintjén legfőképpen a környezet biotikus és abiotikus tényezői játszhatnak szerepet, bár a közösségi varianciát megmagyarázó szerepük sok esetben alacsony (Borcard és Legendre 1994; Lindo és Winchester 2009; Caruso és mtsai 2012).

A talajban élő ízeltlábúak sokféleségének eredete nem teljesen világos a mai napig. Ezt nevezik a talajállatok diverzitási rejtélyének (Anderson 1975). Nagyszámú, hasonló ökológiai funkcióval rendelkező állat együttélését nehéz magyarázni a niche-elmélettel egy olyan élőhelyen, amely látszólag homogén, és a táplálék is egyhangú a bomló növényi részek és talajszemcsék keverékében. Az oribatidák esetében rengeteg tanulmány született ezen ellentmondás feloldására. A kérdést egyrészt az oribatidák táplálkozása felől közelítették meg. A páncélosatkák főleg gombákkal táplálkoznak, és fontos szempont, hogy a sok, növényi részeket bontó gombafaj diverzitása és biológiája miképpen befolyásolja az oribatidák sokféleségét és közösségeit (pl. Nielsen és mtsai 2010a). A másik megközelítés az élőhely heterogenitását vette figyelembe (pl. Anderson 1978; Nielsen és mtsai 2010b). Ha a sokféleséget sikerült is részben az élőhely heterogenitásával magyarázni, az továbbra is kérdéses maradt, hogy mely tényezők határozzák meg pontosan a közösségek összetételét.

Valamely élőlény egy adott élőhelyen történő előfordulását a niche-elmélet (Hutchinson 1957) szerint a környezeti faktorokra vonatkozó tűrőképessége határozza meg. Amikor egy közösség környezeti tényezőkkel való korrelációját vizsgáljuk, abiotikus (pl. hőmérséklet) és biotikus (pl. szervesanyag mennyiség) tényezőket is beleveszünk. Az oribatida közösségek mintázatképződésének vizsgálatakor néhány tanulmányban alkalmaztak olyan ordinációs módszereket, amelyekkel ki lehetett mutatni, hogy a közösségek összetételében fellelhető variáció a térbeliséggel és/vagy a környezeti faktorokkal korrelál-e jobban. Borcard és Legendre (1994) egy tőzegmohalápról származó adatsorra variancia particionálást (Borcard és mtsai 1992) alkalmazott, és azt találta, hogy tisztán a környezeti tényezők (nedvesség, mohatípusok stb.) a variancia 13,7%-ért felelősek. Ugyanez az adat térbeliséget is beleszámolva 31%. Hasonló vizsgálatot végeztek Caruso és mtsai (2012) viszonylag homogén bükkerdőben és gyepen. Ők a talaj nedvességtartalmát, textúráját, szervesanyag mennyiségét mérték az oribatida közösségek

mintavételezése mellett, és azt kapták, hogy a térben strukturált és a tiszta környezeti változók a közösségi variancia 2-2%-áért felelősek. A legújabb eredmények szerint azonban a környezeti változók (pl. a mikrohabitat teljes nitrogén- és szerves széntartalma, a talaj szerkezete) fontosabb közösségformáló szerepet játszanak a páncélosatkáknál, mint a forrás-alapú niche elkülönülés (Maaß és mtsai 2015). Utóbbi tanulmányban azonban a vizsgált környezeti faktorok grádiense mentén végezték a mintavételezéseket. A fentiekből egyrészt az látszik, hogy a környezeti faktoroknak van szerepe a mintázatképzésben, de az eredményeket a környezeti változók között mérhető különbségek mértéke is befolyásolhatja.

A talajban élő páncélosatka közösségek lokális mintázatképződését sokszor az eltérő élőhelytípusokon fellelhető közösségi összetételek összehasonlításával vizsgálják. A különböző erdőtípusokból származó közösségek a többváltozós módszerek alapján elkülönülhetnek egymástól (pl. Sylvain és Buddle 2010; Erdmann és mtsai 2012). Ez az eltérés nagyobb mértékű lehet, ha fás élőhelyeket fátlan társulásokkal vetünk össze (pl. Kallimanis és mtsai 2002; Minor és Cianciolo 2007; Nielsen és mtsai 2010a). Maraun és Scheu (2000) szerint azonban az erdőtípusok, mint változók nem lehetnek meghatározóak a közösségformálásban, mivel a legtöbb erdei oribatida faj számos erdőtípusban megél. Emellett Osler és mtsai (2006) azt találták egy csarabos nyírfaliget felé tartó szukcessziójában, hogy a szukcessziós sor két szélén lévő élőhely közötti különbségért csak néhány páncélosatka faj volt felelős, a többiben megosztott a kétféle élőhely.

Ha egy szinttel lejjebb megyünk az élőhelytől, a mikrohabitathoz érkezünk. A páncélosatkák közvetlen élőhelye igen változatos. A legtöbb faj és egyed talajban és növényi törmelékben, avarban él. Továbbá megtalálhatjuk őket a fák kérgén, mohában, fák lombkoronájában, sziklák repedései közötti növényi törmelékben és zuzmókban, édesvizekben, a trópusi esőerdőktől kezdve a sivatagokon át a sarkvidéki sziklás élőhelyekig. A fák lombkoronája például meglehetősen különbözhet a környező talajon élő közösségektől (Lindo és Winchester 2009). Egy korábbi vizsgálatomban kimutattam, hogy a tölgyerdők talaja és a fák tövének mohaborítása szintén eltérő közösséget rejt, és a mintázatokban nem volt szezonális fellelhető (Gergőcs és mtsai 2011). A mangrove mocsarak különböző, rövidebb-hosszabb ideig vízzel borított mikrohabitatjaiban is jelentős különbségek figyelhetők meg (Karasawa és Hijii 2004). Az azonos típusú mikroélőhelyek (pl. a mangrove fák kérge vagy a talajon lévő moszatréteg) oribatida közösségei több kilométeres távolság mellett is nagyobb hasonlóságot mutathatnak egymással, mint a közelükben lévő másik típusú mikrohabitatokkal. Utóbbi élőhely azonban a sós víz jelenléte miatt meglehetősen szélsőségesnek számít az atkák számára.

A leggyakrabban vizsgált élőhely a talaj szintjei és a leggyakoribb kérdés az, hogy mennyire fontos a mikrohabitat minősége a közösség összetétele szempontjából. Fontos szempont az avarlevelek

fajgazdagsága, szerkezete, mennyisége és minősége (Hansen 2000). Néhány munka alapján már nyilvánvalóvá vált, hogy a különböző fafajokhoz tartozó avartípusok nem egyformán hatnak a közösségekre. Eissfeller és mtsai (2013) azt találták, hogy a kőris és hárs jobb minőségű, azaz nagyobb ásványi anyag és kevesebb szerkezeti anyag tartalmú lomb avarjában kevesebb oribatida faj és egyed volt megtalálható, mint a nehezebben bomló, ezért nagyobb mennyiségű szervesanyagot tartalmazó bükkavarban. Ezzel szemben Hansen és Coleman (1998) nem talált diverzitásbeli különbségeket a különböző tiszta avar típusokat (nyírfa, juhar, tölgy) tartalmazó avardobozokban. Általában elmondható, hogy a lombavar fajdiverzitásának növelése nem növeli meg az oribatidák összabundanciáját, de a fajszámot igen, amit az élőhely heterogenitásának előnyös növekedésével magyaráztak (Hansen és Coleman 1998). Vannak azonban ezzel ellentétes eredmények is, például Kaneko és mtsai (2005) szerint a nagyobb fafajszámú erdők talajában élő oribatida közösségek nem sokban különböztek a kisebb fajszámú erdőkétől. Taylor és Wolters (2005) pedig bükk- és lucfenyőavar páncélosatkáinak összehasonlításakor nem találtak az adott avartípusra jellemző válaszreakciót erős szárazság esetén. Az eredmények alapján azt feltételezik, hogy az oribatida közösség összetételét leginkább a mikrohabitat heterogenitása (Kaneko és Salamanca 1999) és a szervesanyag mennyisége (Eissfeller és mtsai 2013) határozza meg.

Az élőhelyként szolgáló szubsztrát diverzitása és a páncélosatkák diverzitása között többen is pozitív összefüggést találtak (Anderson 1978; Hansen és Coleman 1998). Az élőhely változatosságát levéldarabok, féceszdarabok, gombarészek, humuszrészecskék stb. mennyiségével és arányával mérték. Ezek a felmérések bonyolultak, igen munkaigényesek, és sajnos nem elegendők ahhoz, hogy pontosan megtudjuk, mi is fontos az oribatida közösségeknek. A legtöbb vizsgálat egyszerűen a szervesanyag mennyiségét és a nedvességtartalmat méri. Néhány tanulmány szerint a szervesanyag mennyiségével pozitívan korrelál az oribatidák összabundanciája (Kaneko 1995; Horwood és Butt 2000; Erdmann és mtsai 2012; Zaitsev és mtsai 2014). A páncélosatka közösség összetételének változatosságában sok tanulmány szerint a talaj szervesanyag tartalmának vagy a teljes szerves C%-ának fontos szerepe van (pl. Scheu és Schulz 1996, Migge és mtsai 1998; Maaß és mtsai 2015). Ennek ellenére más tanulmányok nem találtak összefüggést a fenti két változó között (pl. Kaneko és mtsai 2005; Minor 2011; Caruso és mtsai 2012).

Ha nagy a különbség két élőhely nedvességtartalma között, akkor általában a közösség összetétele is eltérő (pl. Borcard és Legendre 1994; Scheu és Schulz 1996; Kallimanis és mtsai 2002). Ennek ellenére voltak olyan tanulmányok, melyek nem találtak összefüggést a páncélosatka közösségek és a nedvességtartalom között egy adott élőhelyen belül (pl. Irmeler 2006). Maraun és Scheu (2000) irodalmi áttekintése alapján arra a következtetésre jutottak, hogy mivel sok olyan közösség van, melyek hasonló

nedvességtartalmú élőhelyeken élnek, mégis eltérő az oribatidák összetétele, a mintázatképzésben nem játszhat jelentős szerepet a nedvesség.

Tanulmányomban arra a kérdésre kerestem a választ, hogy hasonló nedvességtartalmú, de eltérő fafaj összetételű fás élőhelyek avar szubsztrátjában élő oribatida közösségek összabundanciája, fajszáma és összetétele, valamint trofikus szerkezete és szaporodási módja milyen mértékben függ az avar minőségétől. A mikrohabitathoz való alkalmazkodottság vizsgálatával fel lehet tárni azokat a faktorokat, amelyek a közösségformálódásért felelősek. Ha egy állatközösség élőhelyét tekintve generalista, sokféle mikrohabitat típusban megél, de ha ennél specifikusabb, akkor a közösség mintázatképzésében fontos szerepet játszhat a szubsztrát minősége. Ezt a kérdést úgy közelítettem meg, hogy teljes páncélosatka közösségeket idegen, előzetesen defaunált, azaz mindenféle állati élőlénytől megszabadított avar szubsztrátba oltottam át.

Az oribatidák ivarosan vagy parthenogenezissel szaporodnak (Norton és Palmer 1991). Egy közösségben a parthenogenetikus egyedek aránya kapcsolatban lehet a rendelkezésre álló források mennyiségével (Scheu és Drossel 2007; Domes és mtsai 2007). Továbbá az ivarosan szaporodó egyedek dominálhatnak szélsőségesebb környezetű mikrohabitatokban, mint például a fák kérgén (Fischer és mtsai 2010) vagy nagy tengerszint feletti magasságokban (Fischer és mtsai 2014). Az idegen avartípus kevesebb forrást tartalmazhat, és kevésbé jelenthet kedvező élőhelyet egy másik avartípusból érkező páncélosatka faj számára. Ennek megfelelően azt feltételeztem, hogy az idegen avarban nagyobb lesz az ivarosan szaporodók aránya a kísérlet végére a hazai mikrokozmoszokhoz képest.

A legtöbb páncélosatka faj lebontó gombákkal (esetleg mikorrhizákkal; Schneider és mtsai 2005) táplálkozik, de vannak köztük bomló növényi részeket és élő vagy holt állati eredetű anyagokat fogyasztó fajok is (Schneider és mtsai 2004). A gombaevőket nevezik „válogatós generalistáknak” is (Maraun és Scheu 2000), vagyis többféle gombafajjal táplálkoznak, de azokkal specifikusan. Koukol és mtsai (2009) szerint az oribatidák táplálkozása olyan, mint egy nem folytonos, dinamikus mozaik, vagyis minden vizsgált faj táplálkozott néhány mindenütt jelenlévő szaprotróf gombával és néhány specifikus gombafajjal. Ennél fogva lehetséges, hogy a legtöbb gombaevő oribatida faj képes többféle gombaközösség mellett megélni. A lebontó gombaközösségek összetétele általában jellemző egy adott avartípusra, de létezhetnek átfedések génusz szinten (Aneja és mtsai 2006). Ennek megfelelően a különböző avartípusokban élő gombaközösségek fontos szerepet játszhatnak az oribatida közösségek összetételének kialakításában. A  $^{15}\text{N}$  és  $^{13}\text{C}$  stabil izotópok természetes variációjának vizsgálatával feltárták, hogy a fungivór páncélosatkák egy része avar mellett élő vagy holt állati eredetű táplálékot is rendszeresen fogyaszt (Schneider és mtsai 2004). Az izotópos vizsgálat alapján négy fő táplálkozási szintet különítettek

el: növény- és gombaevők; elsődleges lebontók (avarevők), másodlagos lebontók (főleg gomba-, részben avarevők) és mindenevők (gomba- és dögevők vagy ragadozók). Az állati eredetű táplálékot fogyasztó fajok élő vagy holt Collembolákat és fonálférgeket ehetnek. Kísérletemben idegen avar típusba oltottam át az oribatida fajokat, ahol a mikrobióta összetétele és az avar minősége is idegen volt, de a mezofauna a hazai avarnak felelt meg. Ebből következően azt feltételeztem, hogy az állati táplálékot fogyasztó oribatida egyedek nagyobb arányban fognak előfordulni az idegen avarban, mint a csak gombával és avarral táplálkozó fajok.

A kísérletet mikrokozmoszok segítségével végeztem el laboratóriumban. A legtöbb páncélosatka közösségekkel kapcsolatos vizsgálat terepi jellegű, és csak kisebb részben folyik laboratóriumi körülmények között. A talajállatok kicsik és nehéz őket intakt módon tanulmányozni. A mikrokozmosz miniatűr mesterséges ökoszisztéma, amelyben a fizikai és biológiai feltételeket úgy állítjuk be, hogy az ökológiai folyamatokat tanulmányozni lehessen (Drake és Kramer, 2012). Alkalmazásuk mellett és ellen is számos érv sorakoztatható fel (Drake és Kramer 2012; Gergőcs és Hufnagel 2011). Ellenük felhozható, hogy túl egyszerűek, és nem feltétlenül alkalmasak helyes következtetések levonására a természetben játszódó folyamatokról. Továbbá gyakran túl kicsik és rövid ideig tartanak, nem tükrözik a valódi tér-időbeli változásokat. A kapott eredmények nagy valószínűséggel csak az adott kísérletre vonatkoznak. Mellettük szólnak azonban olyan érvek, hogy viszonylag olcsók, egyszerű őket létrehozni, a terephez képest közelebb vannak a kutató munkahelyéhez, könnyen ellenőrizhetők és a feltételek pontosan beállíthatók. A komplex ökológiai folyamatok nem mindig tanulmányozhatók intakt állapotban, de a mikrokozmoszok szét tudják választani a folyamatokat és az elméleti hipotézisek pontosabban ellenőrizhetők (Drake és Kramer 2012). Különösen a talajban élő közösségeknél lehet hatékonyan vizsgálni a köztük lévő kölcsönhatásokat leegyszerűsített mesterséges körülmények között (Setälä 2002).

A mikrokozmoszokat megfelelő eszköznek találtam arra, hogy a páncélosatkák lokális mintázatképződésének okait tanulmányozzam velük. Ha azt szeretnénk vizsgálni, hogy csak a szubsztrát minőség változzon egy páncélosatka közösség életében, miközben minden más (a hőmérséklet, a nedvességtartalom, a többi mezofauna elem körülöttük) közel változatlan, azt leghatékonyabban egy zárt rendszerben lehet elvégezni. A zárt rendszer emellett azt is biztosítja, hogy a közösség tagjai nem szökhetnek el, így vizsgálható a válaszreakciójuk a környezet megváltozására. A kísérlet során tehát egy adott avar típusból származó mikroarthropóda közösséget átoltottam ugyanolyan ('hazai') vagy eltérő ('idegen') avar típusba. A Taylor és mtsai (2010) által alkalmazott mikrokozmosz kísérlet, melyben teljes mikroarthropóda közösségeket oltottak át másik mikrokozmosz rendszerbe, kevésbé elterjedt talajökológiai kutatásokban. Hatékonyága miatt ez a módszer azonban több figyelmet érdemelne, viszont

további fejlesztésre szorul, melyet kísérletemmel kívántam előmozdítani. Korábbi, nem publikált rövid távú kísérleteim eredményei alapján azt feltételeztem, hogy az intakt (át nem oltott) mikrokozmoszok fajszáma és összábundanciája hasonló lesz, mint az azonos avartípusba átoltott páncélosatka közösségek esetében.

#### *4. A természetes változatosság és az ember okozta változások viszonya páncélosatka közösségekben*

A konzervációbiológia fontos eszköze a bioindikáció, melynek során terepen gyűjtött információk segítségével többek között ember okozta környezeti, ökológiai és biodiverzitási változásokat is kimutathatunk (van Straalen 1998; McGeoch 1998). A természetvédelemben alkalmazott indikátor szervezeteknek és indikációs módszereknek sok feltételnek kell megfelelniük, hogy a lehető legtöbb információt nyerhessük ki egy bolygatott élőhely állapotáról (McGeoch 1998). Egy adott szempont szerint (pl. taxonómiai alapon) kiválasztott élőlényközösségek jól tükrözhetik más élőlények sokféleségét is egy adott élőhelyen (McGeoch 1998). Ember okozta változások kimutatására megfelelő indikátorok lehetnek a talajlakó gerinctelen közösségek (Parisi és mtsai 2005; Zhao és mtsai 2013). A különböző emberi zavarások, mint a mezőgazdaság, nehézfém-szennyezés és erdészeti beavatkozások, nagymértékben megváltoztatják a talaj élővilágát (pl. Paoletti és mtsai 1996; Gulvik 2007; Berch és mtsai 2007). A talaj egy összetett, nagyrészt élőlények által létrehozott rendszer, így a minőségében végbemenő változásokat a közvetlen fizikai és kémiai változásokon túl szükséges biológiai indikátorokkal is mérni (van Straalen 1998). Az élő szervezetek olyan változásokat is jelezni tudnak, amelyeket az előbbiekkal nem lehet vagy túl bonyolult mérni (van Straalen 1998; Bedano és Ruf 2010).

A talaj minőségének kimutatásához használt indikátorszervezetek tulajdonságaira és az indikációs módszerekre vonatkozóan azonban a mai napig nincsenek egységes eszközök, pedig ez az egyik legfontosabb feladata például az európai szintű talaj biomonitorozási kezdeményezéseknek (Faber és mtsai 2013). Az indikátorszervezeteknek többek között annak a kritériumnak kellene megfelelniük, hogy szignifikáns összefüggés létezzen a bolygatás és az indikátor mért tulajdonsága között minden területen és minden időben (McGeoch 1998). A biodiverzitás indikátorok élőlények olyan csoportjai, amelyek sokfélesége jelzi más élőlények, akár az egész vizsgált ökoszisztéma sokféleségét (McGeoch 1998). A bioindikációhoz felsorolt kritériumoknak legtöbbször lehetetlenség egy-egy fajt vagy élőlénycsoportot megfeleltetni a magas elvárások miatt (Büchs 2003). Az olyan előírások egy indikátorszervezetre vonatkozóan, mint hogy legyenek szélesen elterjedtek, könnyen mintázhatók, ökológiailag kiemelt szerepet betöltők, valamint bolygatások esetén gyors válaszadásra legyenek képesek (Kremen és mtsai (1993) in Kimberling és mtsai 2001), egyetlen faj esetén nehezen valósulhatnak meg. Ezért tehát indikátor

fajok helyett csoportokat érdemes vizsgálni, mivel a különböző taxonok változatos válaszreakciót tudnak adni a bolygatásokra (pl. Kimberling és mtsai 2001).

Az oribatidákat széles körben alkalmazzák emberi bolygatások okozta hatások kimutatására (Lebrun és van Straalen 1995; Behan-Pelletier 1999; Gergőcs és Hufnagel 2009), mivel sok indikációs kritériumnak megfelelnek. A mintavételezésük egyszerű, és Európában valamint Észak-Amerikában, ahol nagy az igény az ember okozta zavarás kimutatására, a kifejezett egyedek határozása viszonylag könnyű (Behan-Pelletier 1999). Főleg biodiverzitás indikátorként használják közösségeiket, mivel a legtöbb szárazföldi élőhelyen nagy faj- és egyedszámban fordulnak elő. Az indikációs kritériumok között szerepel az is, hogy ne csak egy fajt illetve egy taxonómiai csoportot használjunk fel (Kimberling és mtsai 2001). A páncélosatka közösségek táplálkozási módjukat tekintve is változatos csoportot képviselnek, mivel növény-, gomba- és állatevő csoportok is előfordulnak (Behan-Pelletier 1999; Schneider és mtsai 2004).

Számos bioindikációval foglalkozó tanulmányban az ember okozta zavarások következményeit úgy vizsgálják, hogy a bolygatott és a referenciának ítélt élőhelyeket diverzitási indexek és hasonlósági függvényeken alapuló többváltozós módszerek segítségével hasonlítják össze (pl. Belaoussoff és mtsai 2003; Lamb és mtsai 2009). A diverzitási indexek népszerűek a bioindikációs vizsgálatokban, mivel egyszerűen kiszámolhatók és sok kutató használja őket, így a hasonló tanulmányok között gyors és egyszerű összehasonlítást tesznek lehetővé (Belaoussoff és mtsai 2003). A különböző diverzitási indexek más-más közösségi tulajdonságra érzékenyek (Izsák 1996). Caruso és mtsai (2008) szerint például a Berger-Parker index használatával, amely a közösség domináns fajának abundancia arányát fejezi ki, az oribatida közösségek hatékony eszközei lehetnek a bolygatott talajok diverzitásának monitorozására. A diverzitási indexek azonban az ember okozta változásoknak csak egy kis hányadát képesek kifejezni. Ezen kívül nem alkalmasak a diverzitás változatlanságának nagyléptékű monitorozására, mivel nem érzékenyek a fajkicserélődésre és még akkor is jelzik a fajszámnövekedést, amikor azt esetlegesen invazív fajok okozzák (Lamb és mtsai 2009).

A bolygatott és természetes élőhelyek összehasonlításának másik módja többváltozós módszerek alkalmazása valamilyen hasonlósági függvénnyel (Lamb és mtsai 2009). A hasonlóság kifejezése alapulhat abundancia vagy prezencia-abszencia adatokon. A megfelelő indikációs módszer kiválasztásánál a kutatási költségeket is figyelembe kell venni (McGeoch 1998). Mennyiségi adatok helyett minőségi adatok gyűjtése nagymértékben lecsökkentheti a felvételezés költségeit. A prezencia-abszencia adatbázis használatának azonban bizonyos esetekben lehet előnye az abundancia adatokkal szemben: a stabilitás és a reprodukálhatóság (Bedano és Ruf 2010). A Jaccard hasonlósági index csupán az adott taxonokra vonatkozó összetételbeli változásokat képes érzékelni az összehasonlítandó élőhelyek közösségei között,



amely speciális esetekben akár elegendő információt szolgáltat az agrár- és természetes élőhelyek élővilágának elkülönítésére (Bedano és Ruf 2010). A bináris adatok ettől függetlenül sokkal kevesebb információt hordoznak a közösségekről, mint az abundancia adatok.

Az indikációs vizsgálatok arra törekszenek tehát, hogy gyorsan elvégezhető módszerekkel dolgozzanak (McGeoch 1998). Gerinctelen állatok esetében felmerül a magasabb taxonómiai szinten való vizsgálat is, azaz nem faj szintig végezzük el a fáradságos és időigényes határozást, hanem génusz vagy csak család szintig. Vannak ezzel kapcsolatban olyan eredmények, melyek támogatják a fajnál magasabb szintek alkalmazását (pl. Caruso és Migliorini 2006). Ez hatékony módja lehet a költség és munkaidő csökkentésének a bolygatott élőhelyek állapotának monitorozása közben (Vieira és mtsai 2012).

Ember okozta változások elemzésekor legtöbbször összehasonlítják a bolygatott és természetközeli élőhelyek közösségeinek diverzitását (pl. Arroyo és Iturrondobitia 2006), vagy többváltozós módszerekkel mutatják ki a különbségeket a vizsgált élőlényközösségek között (pl. Minor és Cianciolo 2007). Az összehasonlítás legtöbbször egy referencia/kontroll terület és egy bolygatott élőhely közösségei között történik. A kontroll területek azonban vizsgálatról vizsgálatra változnak és a különböző tanulmányok között nem összehasonlítható standard állapotokat jelentenek (Büchs 2003). Amikor egy adott élőlényközösséget jelölünk ki indikátorszervezetként, fontos ismernünk, hogy a nem bolygatott, kontrollként kijelölt élőhelyén mekkora a természetes változatossága, hogy ezt figyelembe vehessük a bolygatott és nem bolygatott élőhely között tapasztalt különbség értékelésében.

Vizsgálatom célja a bioindikációban általánosan használt módszerek összehasonlítása volt, melyben természetes és bolygatott élőhelyek páncélosatka közösségeit hasonlítottam össze irodalmi adatok alapján. Az emberi zavarás típusai mezőgazdaság, nehézfém-szennyezés és erdészeti kezelések voltak. A következő szempontokat állítottam egymással szembe: mennyiségi és minőségi adatok, faj és génusz szint, valamint diverzitási és hasonlósági indexek használata. A módszertani szempontokon túl azt is megfigyeltem, hogy a referencia és az ember által bolygatott élőhelyek között keletkezett különbségek hogyan viszonyulnak a természetes, nem bolygatott élőhelyeken megtalálható változatossághoz.

### **III. Célkitűzések**

1.1 A béta-diverzitás és komponensei (fajszám kicserélődés és taxonszám-különbség) mutatnak-e olyan adatszerkezeti tulajdonságokat, amelyek a különböző távolsági függvények alapján készített osztályozások és ordinációk eltéréseit okozzák?

1.2 A hét faunabirodalom viszonyának feltárása páncélosatka fauna alapján és ennek összehasonlítása más állatcsoportok eredményeivel.

2.1 A térbeli szintek (mikrohabitat, habitat, ország, kontinens) és a mikrohabitat illetve az élőhely minősége milyen mértékű változatosságot mutat a páncélosatka közösségek génusz szintű közösségeinek béta diverzitásában, és más prezencia-abszencia adatokból kinyerhető mérőszámában?

3.1 Van-e különbség a páncélosatka közösségeknél egy intakt módon inkubált és egy átoltott mikrokozmosz között?

3.2 Átoltást követően eltérnek-e a páncélosatka közösségek jellemzői idegen avarban a hazai avarhoz képest?

4.1 Mit mondanak a különböző indikációs eszközök arról, hogy az emberi zavarás okozta változások a páncélosatkák közösségeiben meghaladják-e a nem bolygatott élőhelyeken természetesen megtalálható változatosságot?

4.2 A taxonómiai szint fajról génusz szintre való növelése, valamint tömegességi adatok helyett bináris adatok használata csökkenti-e az oribatida közösségek indikációs erejét?

## IV. Anyag és módszerek

### 1. A páncélosatkák globális biogeográfiája

#### Adatbázis

Az adatsort Subias (2015) egész Földre kiterjedő oribatida fajlistája alapján készítettem el, amely a fajok elterjedési adatait is tartalmazza minimum ország, maximum biogeográfiai régió szintjén. A fajokat összevontam a világ hét nagy faunabirodalma szerint (Palaearctis, Nearctis, Neotropis, Etiopis, Orientalis, Australis és Antartctis faunabirodalom; Cox és Moore 1985). A régiók pontos elnevezései nem egészen tisztázottak, itt a latin megfelelőt használom, továbbá a régiókat (fauna)birodalomnak nevezem. A birodalmak határára eső országok esetében Subias (2015) csoportosítását követtem. Nepál esetében például mindegyik fajt az Orientalis birodalomba soroltam. Összesen 10 366 fajt, és ezen belül 1027 génuszt és 164 családot kaptam.

#### Adatelemzés

Az adatelemzés kiindulási pontjai a népszerű, prezencia-abszencia adatokon nyugvó Jaccard- és Simpson hasonlósági függvények voltak:

$$S_{\text{Jac}} = a/(a+b+c), \text{ és}$$

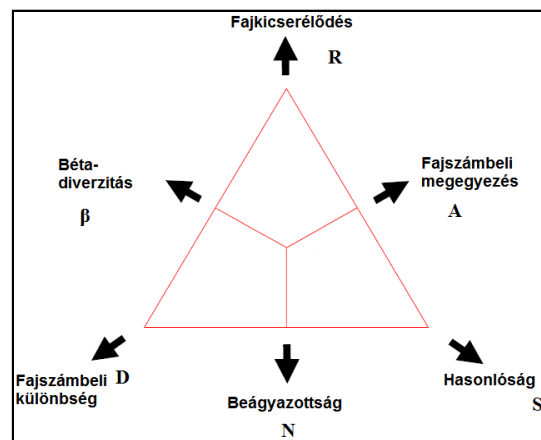
$$S_{\text{Sim}} = a/(a+\min\{b,c\}),$$

ahol 'a' a két mintavételi egység (vagy habitat vagy éppen faunabirodalom) közös taxonjainak a száma, 'b' jelöli azon taxonok számát, amelyek csak az egyik, 'c' jelöli azokat, amelyek csak a másik egységben fordulnak elő. A Jaccard-index használata azért előnyös, mert a távolsági függvény formája,  $\beta_{\text{Jac}} = 1 - S_{\text{Jac}}$

$= (b+c)/(a+b+c)$ , az SDR-simplex adatszerkezet elemzés alapjául szolgál, és egy átfogó elméleti és módszertani alapot biztosít ahhoz (Podani és Schmera 2011), hogy az elemzés során ez kerüljön felhasználásra. Továbbá ez a függvény egy népszerű és gyakran alkalmazott index a biogeográfiában, jól ismert jellemzőkkel (pl. Qian 2009; Qian és Ricklefs 2007). A Simpson-indexet azért választottam, mert lehetővé teszi az összehasonlítást más tanulmányokkal a Megvitatásban. A jobb összehasonlíthatóság érdekében ezt az indexet is a távolsági függvény formájában használom ( $\beta_{Sim} = 1 - S_{Sim} = (\min\{b,c\}/(a+\min\{b,c\}))$ ). A görög  $\beta$  betűt használom a Jaccard ( $\beta_{Jac}$ ) és Simpson ( $\beta_{Sim}$ ) távolsági függvények rövidítésére, mivel ezeket a függvényeket főleg béta-diverzitás kifejezésére alkalmazzák (Whittaker 1960; Krefl és Jetz 2010).

$\beta_{Jac}$  és  $\beta_{Sim}$  távolsági függvényeket alkalmaztam UPGMA osztályozáshoz és főkoordináta analízishez (PCoA) a három taxonómiai szinten.

Az SDR-simplex módszer alapján a  $\beta_{Jac}$  két additív komponensből áll, név szerint a viszonylagos „fajszám” különbségből (relative richness difference ( $D_{rel}$ )) és a viszonylagos „fajkicserélődésből” (relative species replacement ( $R_{rel}$ )). A három mennyiség,  $S_{Jac}$ ,  $D_{rel}$ , és  $R_{rel}$  mindig egyet ad ki, ami lehetőséget ad arra, hogy az összehasonlított egységpárokat egy 2D-s simplex diagramon vagy háromszögön ábrázoljuk (Podani és Schmera 2011; 1.1 ábra). A háromszög csúcsai megfelelnek a három mennyiségnek, és a csúcsoktól mért távolság fordítottan arányos a megfelelő mennyiséggel. Ha az összes site-pár helyét meghatároztuk, akkor a pontfelhő háromszögön belüli elhelyezkedése az adatsor szerkezeti tulajdonságairól ad információt. Az SDR-simplex értelmezéséhez további két mennyiség érdemel még figyelmet, mindegyik két simplex-komponens összeadásával kapható. Az egyik a viszonylagos beágyazottság (relative nestedness;  $N_{rel} = S_{Jac} + D_{rel}$ , abban az esetben, ha  $a > 0$ , egyébként  $N_{rel} = 0$ ). A



1.1 ábra A simplex ábra magyarázatai

másik származtatott komponens a viszonylagos fajgazdagság azonosság (relative richness agreement;  $A_{rel} = S_{Jac} + R_{rel}$ ).

Az SDR-simplex adatokat az SDRSimplex programmal számoltam, amely elérhető a következő webcímen: <http://ramet.elte.hu/~podani>. Ahol meghatározott párok között történt a számítás, ott Microsoft®Excel 2007 Macro-t használtam. A háromszög diagramokat a SYN-TAX 2000 program (Podani 2001) ennek megfelelő NonHier grafikus alkalmazásával készítettem el. A dendrogramokat és ordinációkat a Past Version 3.05 (Hammer és mtsai 2001) programmal hoztam létre.

## *2. A térbeli lépték és az élőhely minőségének szerepe az oribatidák mintázatában*

### Adatbázisok

Ebben a tanulmányban egy már korábban alkalmazott adatbázist használtam (Gergócs 2010; Gergócs és mtsai 2010, 2012). Az előző munkákban a különböző kategóriákat az Ochiai hasonlósági függvénnyel hasonlítottam össze. Egy kategória adott térbeli szinthez tartozó oribatida génusz listákat jelentett, melyek között páronként, egy kategórián belül hasonlósági indexértéket számoltam, és a kategóriák között, az indexértékek alapján statisztikai különbséget mértem. Ebben a mostani tanulmányban a kategóriarendszernek és a számításoknak is módosított változatát alkalmazom. Hasonlósági függvénynek a Jaccard-indexet választottam. A vizsgált taxonómiai szint a génusz. A különböző forrásokból származó mintavételi vagy egyéb vizsgálati egységek páronként lettek összehasonlítva egy 9 kategóriás, nem egymásba ágyazott hierarchikus rendszeren belül. Ezen belül minden szint megfelelt egy térbeli léptéknek az adott élőhelyről származó homogenizált almintáktól a faunabirodalmakig. A következőkben részletesen leírom a kategóriarendszer felépítését, és a forrásként felhasznált adatsorokat. Bizonyos kategóriáknál külön tárgyalom a mérsékelt övről és trópusokról származó adatokat, de ezeket nem vettem külön kategóriának, mert nem volt közöttük szignifikáns különbség. A számításokat csak olyan génusz lista párok között végeztem el, melyek azonos forrásból származtak, minden élőhelyről minimálisan 9 génusznak kellett lennie. A felhasznált irodalmat részletesen az I. Függelékben olvashatjuk.

*1. Alminta.* Az ide tartozó 9 oribatida génusz listát egyetlen nagy, homogenizált talajminta kilenc darab 300 cm<sup>3</sup>-es részekre osztott almintájából nyertem ki. A talajmintát a Törökbálint határában lévő cseres tölgyesből gyűjtöttem 2009 szeptemberében (47°25'38" N, 18°54'16" E). A mezofaunát módosított Tullgren-futtatóval nyertem ki, majd génusz szintig meghatároztam az oribatidákat.

*2. Hasonló mikrohabitat.* Ugyanolyan élőhelyről, de térbelileg máshonnan származó, hasonló típusú mikrohabitat minták összehasonlítása (pl. moha-moha, avar-avar stb.). A mérsékelt övi adatok eddig nem publikált magyar mintákból, a trópusi adatok egy korábbi vizsgálat adatbázisából származnak (Balogh és

mtsai 2009). Ebben az esetben 3 trópusi ország (Brazília, Costa Rica és Új-Guinea) egy adott hegyvidékének három élőhelyéről (esőerdő, köderdő, paramo), azon belül sokféle szubsztrátból származó oribatida adatsorokat használtam fel. Az azonos szubsztráttípushoz tartozó génusz listákat vettem össze egy adott élőhelyen belül.

3. *Eltérő mikrohabitat.* Az előzőben tárgyalt oribatida génusz listákat használtam ehhez az elemzéshez is, de ebben az esetben eltérő szubsztráttípusok voltak összehasonlítva egy adott élőhelyen belül.

4. *Hasonló élőhely.* A következő kategóriák mindegyikére igaz, hogy egy adott élőhelyen belüli génusz listákat mikrohabitatra való tekintet nélkül összevontam, és élőhelyek listáit figyeltem. Ebben az esetben azonos típusú élőhelyek között hasonlítottam össze egy adott országon belül adatbázisokat. A mérsékelt övi területeken lévő országok azonos típusú élőhelyeit összehasonlító adatok forrásai: Argentína, Chile és Új-Zéland (Hammer 1958, 1962, 1966, a megfelelő sorrendben), Olaszország (Migliorini és mtsai 2005) és Magyarország (nem publikált adatsor). A trópusi területeken lévő élőhelyek forrásai: Bolívia és Peru (Hammer 1958, 1961), Costa Rica (l. fent) és Ecuador (Balogh J. nem publikált adatsora).

5. *Eltérő élőhely.* Ezeknél a kategóriáknál különböző élőhelyeket vettem össze mérsékelt égövön illetve trópusokon egy adott ország határain belül maradva. Mivel nagyon sok oribatidákkal kapcsolatos vizsgálat arra koncentrál, hogy különböző élőhelyek páncélosatka közösségeit hasonlítsa össze, az eltérő élőhelyek esetében sok irodalmi forrásra tehettem szert. Mérsékelt égöv esetében a források: Migliorini és mtsai (2002); Skubala és Gulvik (2005); Osler és Murphy (2005); Osler és mtsai (2006); Arroyo és Iturrondobeitia (2006); Hammer (1958, 1962, 1966). Továbbá felhasználtam a magyarországi mintáimat, és Balogh János eddig nem publikált ausztrál adatait. A trópusi adatok a következő országokból származnak: Kongói Demokratikus Köztársaság (Noti és mtsai 1997), Új-Guinea, Ecuador, Costa Rica és Brazília (Balogh J. nem publikált adatsora) és Ausztrália (Hammer 1961, Hufnagel L. nem publikált adatsora).

6-7. *Hasonló és eltérő élőhely (eltérő országból).* Különböző országokból, de ugyanabból a faunabirodalomból, és azon belül is vagy azonos élőhelytípusból vagy különböző élőhelytípusból származó adatsorok összehasonlítása. A génusz listák trópusi esőerdőből, köderdőből és paramo élőhelyről valók Dél-Amerika és Új-Guinea területeiről (Balogh J. féle adatsor, l. fentebb).

8-9. *Hasonló és eltérő élőhely (eltérő kontinensről).* Különböző és eltérő élőhelyek összehasonlítása, melyek különböző faunabirodalomból származnak. Az adatokat Balogh János adatsora, és Hammer (1962, 1966) munkái adták.

## Adatelemzés

Minden kategórián belül kiszámoltam a Jaccard hasonlósági indexeket, és a kategóriák szignifikáns eltérését Mann-Whitney teszttel ellenőriztem. Minden kategória esetében Microsoft®Excel 2007 Macro-val számítottam ki a béta-diverzitás komponenseit. A háromszög ábrákat a SYN-TAX 2000 program (Podani 2001) ennek megfelelő NonHier grafikus alkalmazásával, a többi ábrát pedig R 3.0.3. programmal (R Core Team 2014), Reiczigel és mtsai (2007) errorbars függvényével készítettem el. A statisztikai számításokat a Past Version 3.05 (Hammer és mtsai 2001) statisztikai programmal végeztem el.

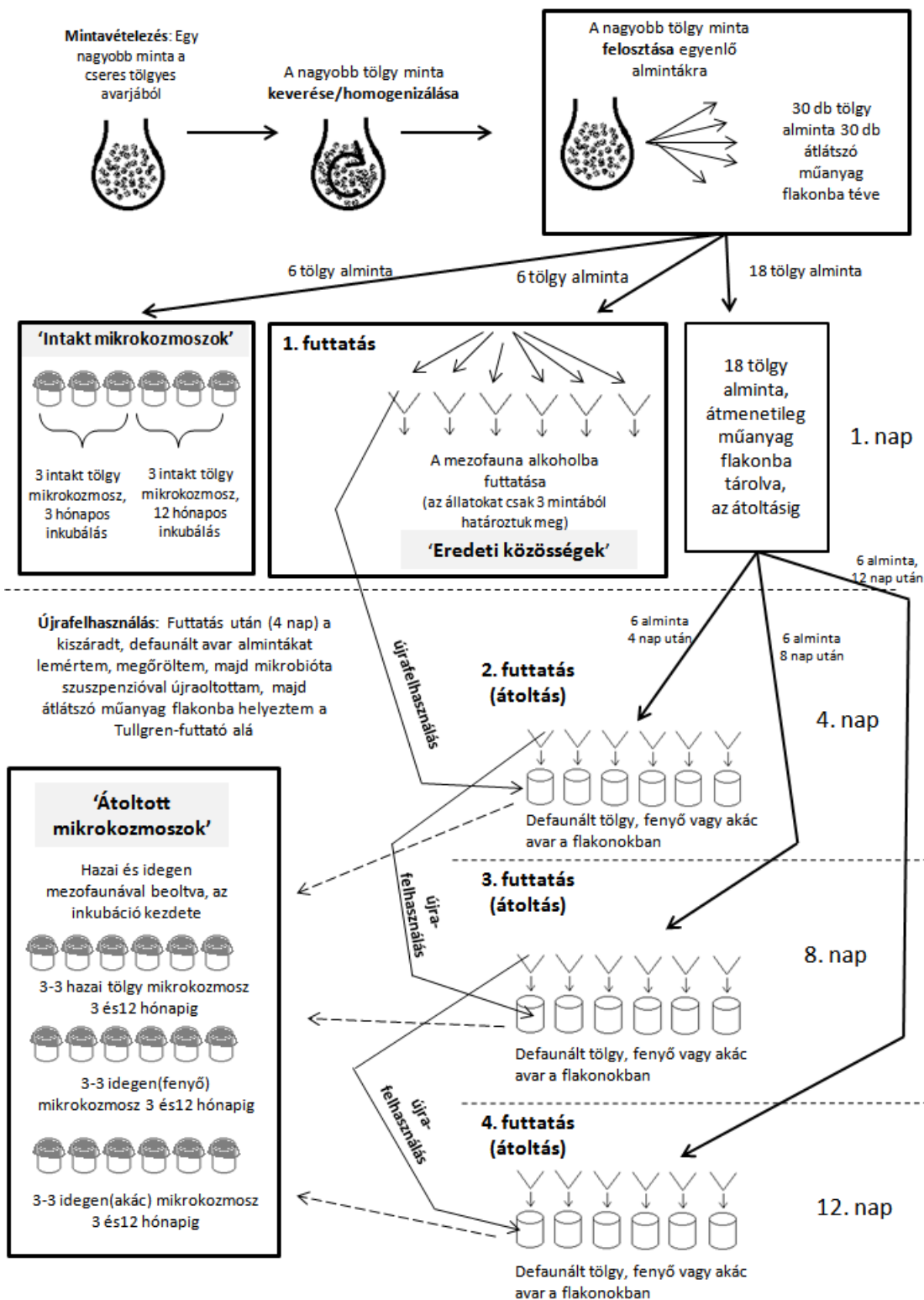
### *3. Lokális mintázatképző környezeti faktorok: mikrokozmosz kísérlet*

#### Mintagyűjtési terület

A kísérlethez a mintákat három különböző fás társulás avarrétegéből gyűjtöttem, mivel az oribatidák ott érik el a legmagasabb fajsza­mot (Maraun és Scheu 2000) és abundanciát (Domes és mtsai 2007). A szempont az volt, hogy szerepeljen a kísérletben egy lombhullató, egy tűlevelű és egy erősen tájidegen fa­faj lombavarja. A területek választását az előzetes terepi ismeretek is befolyásolták. A lombhullató erdő egy természetközeli cseres tölgyes erdő (uralkodó fa­faj: *Quercus cerris* L.) volt Törökbálint mellett (é.sz. 47.429°; k.h. 18.905°; tszfm 202 m). A tűlevelű erdő egy ültetett erdei fenyves volt (uralkodó fa­faj: *Pinus sylvestris* L.) Budakeszi mellett (é.sz. 47.529°; k.h. 18.908°; tszfm 347 m). A tájidegen társulás egy ültetett akácos volt (leggyakoribb fa­faj: *Robinia pseudoacacia* L.) Halásztelek mellett (é.sz. 47.369°; k.h. 18.966°; tszfm 100 m).

#### Mintavételezés, keverés, felosztás

A mintákat 2011. május 31-én és június 1-jén gyűjtöttem a megadott helyszíneken. A mintákat a fragmentált avar rétegéből (L+F szintek) vettem. Mindhárom helyen egy nagyobb méretű (1000-2000 grammos) mintát vettem, amelyeket műanyag zacskóba helyeztem és rövid időn belül a laboratóriumba szállítottam (3.1 ábra). Ott óvatosan megkevertem a három szubsztráttípust homogenizálás céljából (külön a tölgyavart, külön a fenyőavart és külön az akácavart), és mindegyiket 30-30-30 részre osztottam, és ezeket az almintákat műanyag flakonokban tároltam. Tölgyavar esetében egy almintához 65 g, fenyőavarnál 35 g és akácavarnál 50 g friss tömeget mértem ki. A tömegértékeket egy előzetes vizsgálat eredményei alapján becsültem meg azzal a céllal, hogy közel egyenlő legyen a kezdeti páncélosatkákra vonatkozó összabundancia a háromféle szubsztrátban.



3.1 ábra Kíséleti tervezet a tölgyavar példáján. Minden ábrázolt kezelést három avertípuson végeztem el. További részletek az Anyag és módszerek részben.

### „Intakt mikrokozmoszok”

A kísérlet első napján hoztam létre kontroll rendszerként az „intakt mikrokozmoszokat” a következő kezelések hatásának kimutatására. Az intakt mikrokozmoszok esetében hat tölgy, hat fenyő és hat akác almintát helyeztem el kezelés nélkül egy-egy műanyag flakonba három és 12 hónapnyi inkubációs időre 3-3 ismétlésben (3.1 ábra, a tölgyavar példáján). Az almintákat átlátszó, alul zárt, műanyag, nyakrész nélküli flakonokban (8 cm széles és 20 cm magas) tároltam. A flakonokat kilyuggatott alumínium fóliával és hálóval (1 mm) fedtem le, hogy megakadályozzam a kiszáradást és a mobilis állatok ki- és bejutását a rendszerbe. A mikrokozmoszokat 3 illetve 12 hónapig inkubáltam nappal félhomályban, este teljes sötétségben, alacsony napi hőingás mellett. A laboratórium részben követte a kinti hőmérsékletet, de sosem volt 6°C-nál alacsonyabb illetve 24°C-nál magasabb. A vízvesztéséget ioncserélt vízzel pótoltam 2-4 naponként a tömegvesztés alapján.

### Az első futtatás: „eredeti közösségek”

A mikrokozmosz készítés első napján hat-hat tölgy, fenyő és akác almintát helyeztem Berlese-Tullgren-féle futtatóra (5 mm-es rácsméret), és az eredeti közösséget 4 napig futtattam izo-propil alkoholba. Hármát ebből a hat almintából kinyert oribatida közösségből a későbbi elemzések során „eredeti közösségként” használtam, a többi három almintában nem határoztam meg az állatokat (3.1 táblázat). Minden avar típus esetében a 30-ból megmaradt 18 almintát ideiglenesen műanyag flakonokban tároltam. Hat-hat almintát 4, 8 és 12 napig tároltam az átoltásig (3.1 ábra).

### Átoltás és újrafelhasználás: „átoltott mikrokozmoszok”

A kísérlet lényege az volt, hogy a terepről gyűjtött almintában lévő mezofauna közösséget átoltottam egy mikrokozmoszba helyezett, defaunált szubsztrátba. Az átoltás arra a folyamatra vonatkozik, amikor intakt mintákat Berlese-Tullgren futtatóra helyezve a mintából az állatok defaunált szubsztrátot (avart) tartalmazó műanyag flakonba esnek (mikrokozmoszba). A mikrohabitatok jellemzői nagy varianciát tudnak elérni, ha sok mintát veszünk, ezért a minták számának minimalizálása érdekében a már defaunált avarmintákat szubsztrátként használtam fel újra másik, átoltott mezofauna közösség mikrokozmoszához.

Az első, négy napig tartó futtatást követően a hat-hat kiszárított tölgy-, fenyő- és akácavar almintát 15 percig 200°C-on hevítettem (sterilizálás, defaunálás). Majd a defaunált szubsztrátot lemértem (0.1 g-os pontossággal) és utána megőröltem. Ezeket az őrölt avarmintákat eredeti tömegükre visszanedvesítettem olyan szuszpenzióval, mely az adott avar mikrobiótáját tartalmazta (eredeti, nem kezelt avarmintákat vízzel összekevertem és szűrőpapírral leszűrtem). A negyedik napon a következő hat-hat tölgy-, fenyő- és



akácavarminta mezofaunáját olyan műanyag flakonokba futtattam át/oltottam át, amelyekbe előzetesen defaunált, újrantedvesített és mikrobiótával újraoltott avarat tettem (újrafelhasználás, 3.1 ábra). A mikrobiótával és a mezofaunával való újraoltás között nem történt inkubáció. Az átoltás további 4 napig tartott, majd elkezdődött az inkubáció ezen 18(=6+6+6) mikrokozmosz számára. Az eljárást háromszor ismételt meg (3.1 ábra). Az inkubációk időszámítása az utolsó mikrokozmoszok elkészülése után kezdődött, tehát a kísérlet 16. napján.

A három avartípus mezofauna közösségét azonos ('hazai') és eltérő ('idegen') avartípusba is átoltottam. Minden kezelésből három ismétlést végeztem el. Hat almintát hazai avarba (pl. fenyő avarból fenyő avarba), másik hat-hat almintát pedig idegen avartípusba (pl. fenyő avarból tölgy- és akác avarba) oltottam. A hat almintából minden esetben hármat három hónapig, hármat pedig 12 hónapig inkubáltam (3.1 ábra és 3.1 táblázat).

Hathónapnyi inkubációt követően (2011 novemberében) frissen gyűjtött és sterilizált avarat adtam a 12 hónapig inkubált mikrokozmoszokhoz (azonos típusút, mint ami a flakonban volt), hogy kompenzáljam a hat hónap alatt lebomlott avar mennyiségét és szimuláljam az őszi levélhullást. A hozzáadott avar mennyiségét a háromhavi inkubációs mikrokozmoszok tömegvesztése alapján számoltam ki.

#### Kinyerés és az oribatidák funkcionális jellemzői

Az inkubációs idő (3 és 12 hónap) letelte után mindegyik mikrokozmoszból izopropil alkoholba Berlese-Tullgren futtatón kifuttattam a mintákat. Különválogattam és leszámoltam az oribatidákat, a Collembolákat és a nem oribatida atkákat. A kifejlett páncélosatkákat tejsavban átlátszóvá tettem és faj szintig meghatároztam (Weigmann 2006; Balogh és Mahunka 1983), a juvenilek nagy részét is meghatároztam. A disszertációban csak az oribatidákra vonatkozó eredményeket közlöm. 'Gyakori' fajoknak nevezem azokat az páncélosatka fajokat, amelyek összes egyedszáma kb 90%-át tette ki egy adott avartípus teljes abundanciájának. A 'gyakori' fajokat külön vettem figyelembe az 'eredeti közösségeknél' és az átoltott mikrokozmoszoknál. A gyakori fajok szaporodási módját (ivaros vagy parthenogenetikus) irodalmi adatok alapján vagy a mikrokozmoszokból kinyert populációk ivararányából állapítottam meg (II/A Függelék). A hímek 5%-nál kisebb arányú jelenléte parthenogenetikus szaporodásra utal (Cianciolo és Norton 2006). A gyakori fajok táplálkozási módját irodalmi adatokból nyertem Schneider és mtsai (2004) munkájára alapozva (II/A Függelék). Három táplálkozási módot különböztettem meg: detritivórok (főleg avarevők), gombaevők (főleg gombákkal és részben avarral táplálkoznak) és mindenevők (gombákat és állati eredetű táplálékot fogyasztók).

**3.1 táblázat** Összefoglaló az egyes kezelésekről szubsztrát típusonként. A számok a kezelések ismétléseit jelentik. Ezeket a kezeléseket a tölgy-, a fenyő- és az akácavarral is elvégeztem.

<b>Kezelések</b>	<b>3 hónapos inkubáció</b>	<b>12 hónapos inkubáció</b>	<b>Almintaszámok összesen</b>
Eredeti alminták	Nem volt inkubáció	Nem volt inkubáció	3+3**
Intakt mikrokozmoszok	3	3*	6
Hazai típusú avarba oltás	3	3	6
Eltérő típusú avarba oltás 1	3	3*	6
Eltérő típusú avarba oltás 2	3	3*	6
<b>Alminták összesen</b>			<b>30</b>

\*talajkémiai vizsgálatot végeztem

\*\*3 mintánál nem volt fajmeghatározás, csak defaunált szubsztrátként használtam fel

### Kémiai vizsgálatok

Kilenc-kilenc 12 hónapig inkubált almintán, mind a három szubsztrát típus esetében, a kifuttatást követően talajkémiai vizsgálatokat végeztem (intakt és eltérő avarba oltott minták). Az avar teljes szerves szén %-át van Bemmelen factor (1,724) segítségével számítottam az izzítási (550°C) veszteségből (Davies 1974). A pH meghatározásához 0,5 g őrölt avarlevelet 1,25 ml desztillált vízzel kevertem össze. A minták teljes nitrogén%-át Khjeldal-analízissel mértem meg (Jones 2001). A tömegvesztiséget a kezdeti állapotban és az inkubálás végén mért száraz anyag tömegből számítottam. Mivel defaunált almintákat használtam fel újra az átoltott mezofauna leendő szubsztrátjaként, átoltás előtt lehetőség volt lemérni minden alminta tömegét.

### Adatelemzés

Az inkubáció és az átoltás hatását az 'eredeti' közösségek valamint az 'intakt' és a 'hazaiba' oltott mikrokozmoszok oribatida közösségeinek abundanciája, fajszáma és Shannon-diverzitása alapján elemeztem. Az idegen avarba való átoltás hatását a közösségszerkezettel, közösségi változókkal (fajszám, denzitás), a szaporodási móddal és a táplálkozási móddal vizsgáltam. Az elemzéseket a három avartípusból származó közösség alapján külön végeztem el. Minden átoltott mikrokozmoszra kiszámítottam a fajszámot, a teljes abundanciát (egyedszám/mikrokozmosz) és a denzitást (egyedszám/g szárazanyag mikrokozmoszonként). A szaporodási mód esetében minden mikrokozmoszra megadtam a parthenogenetikusan szaporodó egyedek arányát a gyakori fajokra vonatkozóan. A három táplálkozási mód alapján besoroltam a gyakori fajokat, és megadtam az arányukat kezelésenként. Néhány gyakori fajról nem voltak irodalmi adatok, azokat ismeretlenként jelöltem. Minden kezelés esetében átlag és szórás adatokat számoltam, valamint avartípusonként egyutas ANOVA vizsgálatot végeztem, majd Tukey-féle post hoc tesztet végeztem el Past programban (Hammer és mtsai 2001). Egyedszámok esetében mindig az  $\ln(x+1)$ -kel transzformált adatokkal számoltam.

Minden mikrokozmosz közösségre elvégeztem egy group average (UPGMA) klaszter analízist Jaccard- indexszel. Minden avartípus esetében az oribatida közösségi szerkezetet 10, minden kezelésre külön létrehozott random mintával vizsgáltam (Rédei és mtsai 2003). A gyakori fajokkal végeztem a vizsgálatot, a többi fajt együttesen 'egyéb' kategóriaként kezeltem. A gyakori fajok három ismétléshez tartozó abundanciáját minden kezelés esetében összegeztem. Ennek megfelelően minden egyes kezeléshez kaptam egy abundancia listát a gyakori fajokkal. A tíz random mintát úgy hoztam létre, hogy az összabundancia mindegyik mintánál megegyezzen az eredeti összabundanciával. Ezt a 10 pszeudo-ismétlést minden 'hazai' és 'átoltott' kezeléshez elvégeztem avartípusonként. Ezekkel az új adatokkal főkomponens analízist végeztem el avartípusonként. A 12 hónap inkubációs kezelésekre redundancia analízist (RDA) elemzést is végeztem a gyakori fajok és az avar kémiai tulajdonságait felhasználva. Korrelációt vizsgáltam a kémiai tulajdonságok és az oribatidák denzitása között [ $\ln(\text{egyedszám}+1)/g$  száraz tömeg mikrokozmoszonként]. Az elemzésekhez Microsoft®Excel 2007 Macro-t és SYN-TAX 2000 programot (Podani 2001) használtam, az ábrákat R 3.0.3. programmal (R Core Team 2014) és Microsoft®Excel-lel készítettem.

#### *4. A természetes változatosság és az ember okozta változások viszonya páncélosatka közösségekben*

##### Adatbázis

Az elemzéseimet irodalmi adatok alapján végeztem el. A tanulmányokat több alapelv szerint választottam ki. A publikált táblázatoknak az összes, a vizsgált helyszínen talált oribatidáról faj szintű abundancia értékeket kellett feltüntetnie. A legtöbb esetben a mintaegység (objektum) egy élőhely volt. Ha több minta volt publikálva egy adott élőhelyről (például avar szint és ásványi talaj szint egy adott pontról, vagy több időpontból gyűjtött adatok), akkor azokat összegeztem az adott élőhelyre. A részletes összevonásokat a III/A és III/B Függelékben olvashatjuk. Az oribatida abundancia mérőszámai nem voltak egységesek a tanulmányokban (pl. relatív gyakoriság, összabundancia stb.), de az általunk alkalmazott diverzitási és hasonlósági indexek összehasonlíthatóságát ez nem befolyásolta. Az egyes tanulmányok adatbázisait külön kezeltem. A különböző szerzők eltérő taxonómiai döntései miatt nem hoztam létre közös adatbázist.

A mezőgazdasági kezelésekről szóló tanulmányokban aktív művelés alatt álló területek páncélosatka közösségeit hasonlították össze a szántók mellett található nyár- vagy fűzfából álló fás társulások közösségeivel (pl. Miko 1993; Luptáčík és Miklísova 2002; Minor és Cianciolo 2007), illetve távolabb elhelyezkedő természetközeli fás társulások oribatidáival (pl. Arroyo és mtsai 2005; Osler és Murphy 2005). Ugyanazon vagy más tanulmányok a szántóföldek közösségeit fátlan társulások (nedves rétek,

legelők, kaszálók, felhagyott szántók) oribatida közösségeivel vetették össze (pl. Minor és Cianciolo 2007; Arroyo és Iturrondobea 2007). A nehézfémzennyezésekről szóló tanulmányokban szennyezett és kontroll területek oribatida közösségeit hasonlították össze. A tanulmányokban főleg vasipari üzemek és felhagyott bányák melletti és távolabbi élőhelyek közösségeit vetették össze (pl. Vasiliu és Mihailescu 1989; Zaitsev és Krivolutzkij 1999), ahol a nehézipari létesítmény által kibocsájtott vagy a bányákból hátra maradt nehézfém-lerakódás hatását vizsgálták a talajállatokra. Az erdészeti beavatkozások hatásait tanulmányozó vizsgálatokban főleg különböző mértékben kivágott erdők oribatida közösségeit hasonlították össze érintetlen, többéves erdők oribatidáival (pl. Berch és mtsai 2007). A kezelésekhez hozzátartozott továbbá trágyázás, égetés és földfelhalmozás is (Lindberg és Persson 2004; Déchéne és Buddle 2007). A természetközeli és az ember által bolygatott területek oribatida közösségeit tanulmányozó munkákról további információt a III/A és III/B Függelékekben olvashatunk.

### Adatelemzés

Az adatelemzésekhez kétféle kategóriarendszert dolgoztam ki. Az első esetben hét kategóriát hoztam létre a diverzitási értékek kategóriák közötti összevetéséhez, amelyben négy tartozott a természetes élőhelyekhez, három pedig a zavart élőhelyekhez. A Shannon- és a Berger-Parker diverzitási indexet számítottam ki az összes vizsgált élőhely oribatida adatsorára. A nem bolygatott élőhelyeknél megkülönböztettem „E” (erdő), „M” (mező), „alminta” és „minta” kategóriákat. Az „alminta” az egyetlen kategória, ahol saját adatsorral dolgoztam (l. mikrokozmosz kísérlet 'eredeti közösségét'). Itt három erdei élőhelyről származó nagyobb mintát homogenizálási eljárást követően három kisebb almintára osztottam, ez a háromszor három almintát adta ki az oszlopokat, és ezeket hasonlítottam később össze egymással a három élőhelytípus között.

A „minta” kategória esetében egy adott élőhelyen gyűjtött számos minta oribatida adatai adták a táblázatot. A további kategóriák esetében a minták fajonkénti egyedszámát élőhelyenként összegeztem vagy átlagoltam. Az erdők („E”) kategóriába tartozott az összes olyan adatsor, mely természetes erdők oribatida közösségeire vonatkozott. A mezők („M”) kategóriába tartoztak a fátlan társulások oribatida közösségeinek adatai. A zavart kategóriákba tartoztak a mezőgazdaság („Agr”), a nehézfémzennyezés („Sze”) és az erdészet („Erd”) kategóriák. Ezeknél a kategóriáknál olyan élőhelyek oribatida adatsorainak diverzitási értékeit átlagoltam, melyekre a fent felsorolt zavarási típusok voltak jellemzők. A diverzitási indexekkel számolt értékek átlagait vettem minden kategóriában, és ezeket az értékeket a Kruskal-Wallis, majd a Mann-Whitney módszerrel, Bonferroni-féle korrekcióval kategóriánként összehasonlítottam.

A második kategóriarendszer páronkénti összehasonlításra alapult és kilenc kategóriát tartalmazott. Az összehasonlításnak kétféle módja volt: a diverzitási indexek közötti abszolút különbség, valamint Jaccard-

és Bray-Curtis függvénnyel kifejezett hasonlóság. A Jaccard-függvényt a simplex vizsgálatokban való előfordulása és népszerűsége miatt választottam. A Bray-Curtis indexet azért alkalmaztam, mert gyakran használják páncélosatka és egyéb gerinctelen közösségek elemzéséhez. A Jaccard-index prezencia-abszencia adatsorok, a Bray-Curtis pedig mennyiségi adatok elemzésére szolgál, de ez a két függvény nem feleltethető meg egymásnak. A Jaccard-index mennyiségi megfelelője a Ružička-index, de ez utóbbi nem elterjedt az ökológiai vizsgálatokban. A Bray-Curtis függvény prezencia-abszencia adatsorokra alkalmazható függvénye a Sørensen-index, ami szintén elterjedt az ökológiai vizsgálatokban, ennek ellenére én a Jaccard-indexet használtam a fenti okokból.

Az összehasonlításokat minden esetben egy adott tanulmány adatsorain belül végeztem el. Ebben a második rendszerben öt kategória vonatkozott a természetes élőhelyeken előforduló hasonlóságok kifejezésére. Az „alminta” és „minta” kategóriákban, a fentiekkel ellentétben, nem a diverzitási értékek, hanem egy adott élőhelyen belüli (al)mintáknál mérhető diverzitási indexek közötti abszolút különbség értékei szerepeltek. Az „E-E” kategóriában a fás élőhelyek, erdők diverzitási indexei között számítottam a különbséget. A „M-M” kategóriában a fátlan társulások, mezők között mértem a különbségeket. Az „E-M” kategóriában a fás és fátlan társulások között számítottam a különbségeket.

A következő négy kategóriában már a bolygatott élőhelyek diverzitási indexei és az adott tanulmányban vizsgált kontroll élőhelyekhez tartozó indexértékek közötti különbségeket vizsgáltam. Az „Agr-M” és „Agr-E” kategóriák esetében a különbségeket agrárélőhelyek, valamint fás (E) és fátlan (M), nem bolygatott élőhelyek között számítottam. A „Sze-Kon” és „Erd-Kon” kategóriák a nehézfémekkel szennyezett és az erdészetiileg kezelt élőhelyek, valamint az adott tanulmányban kontrollnak tekintett élőhely oribatida közösségeinek diverzitása közötti különbséget jelenti.

A második kategóriarendszernél, ahol a kategóriákon belül a minták vagy élőhelyek közti különbséget vizsgáltam, a Shannon- és a Berger-Parker indexek abszolút különbségeit számoltam ki az indexeken belül. A kategóriákon belüli értékeket a Mann-Whitney módszerrel hasonlítottam össze. Jaccard- és Bray-Curtis hasonlósági indexet számítottam ki az egyes kategóriákon belül azon az elven, ahogyan a diverzitási indexek különbségét vettem. A Jaccard-index a bináris szintű, a Bray-Curtis a mennyiségi szintű vizsgálatot tette lehetővé. A kategóriák közötti hasonlósági index értékek esetében is megvizsgáltam a különbségeket a Mann-Whitney teszttel.

A számításokat Microsoft Excel és Past (Version 3.05) (Hammer és mtsai 2001) programokkal végeztem el, az ábrákat R programban (Version 3.0.3; R Core Team 2014), Reiczigel és mtsai (2007) errorbars függvényével készítettem el. Minden számítást faj- és génusz szinten is elvégeztem.

## V. Eredmények

### 1. A páncélosatkák globális biogeográfiája

A különböző távolsági függvénnyel számított osztályozások és ordinációk eredményeinek összevetésekor a páncélosatkák faj-, génusz- és családszámát, valamint a közös taxonszámukat is figyelembe vettem. A Palaearctis volt az oribatida taxonban leggazdagabb faunabirodalom, míg az Antarctis volt a legszegényebb (1.1 táblázat). A faunabirodalmak egymáshoz viszonyított gazdagsága nem változott a három taxonómiai szinten. A legtöbb közös faj és génusz a Palaearctis és Nearctis valamint a Palaearctis és Orientalis birodalmak között volt (1.2 táblázat). Néhány esetben a közös családok száma azonos volt.

**1.1 táblázat** Az oribatidák taxonszámai a hét különböző faunabirodalomban Subias (2015) adatbázisa szerint.

	Palaearctis	Neotropis	Orientalis	Etiopis	Australis/ Pacifikus	Nearctis	SubAntarctis/ Antarctis
<b>faj</b>	3671	1995	2137	1775	1388	1105	118
<b>génusz</b>	514	442	460	404	353	267	69
<b>család</b>	137	125	128	108	101	103	37

**1.2 táblázat** A) Az 1/3. ábrán szereplő kontinenspárok között képzett sorszámok (felső háromszög), és a birodalmak közös fajszaímai (alsó háromszög). B) A közös génuszok száma (felső háromszög) és a közös családok száma (alsó háromszög) a faunabirodalmak között.

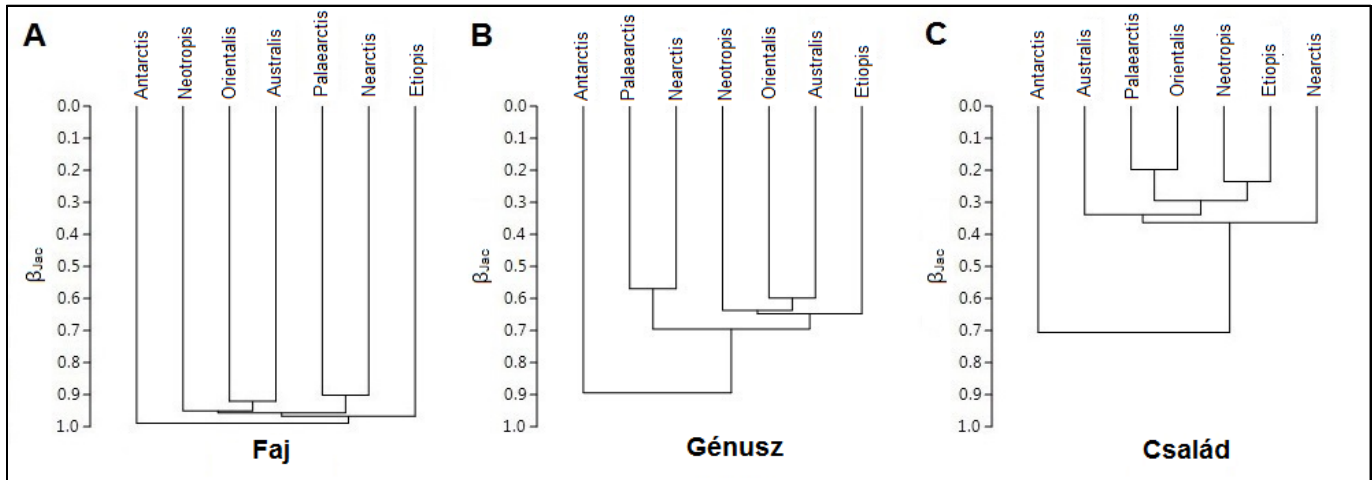
<b>A</b>	Etiopis	Neotropis	Palaearctis	Nearctis	Orientalis	Australis	Antarctis
<b>Etiopis</b>		1	2	3	4	5	6
<b>Neotropis</b>	111		7	8	9	10	11
<b>Palaearctis</b>	162	206		12	13	14	15
<b>Nearctis</b>	77	138	426		16	17	18
<b>Orientalis</b>	169	216	377	141		19	20
<b>Australis</b>	90	144	138	81	259		21
<b>Antarctis</b>	17	37	16	14	16	24	

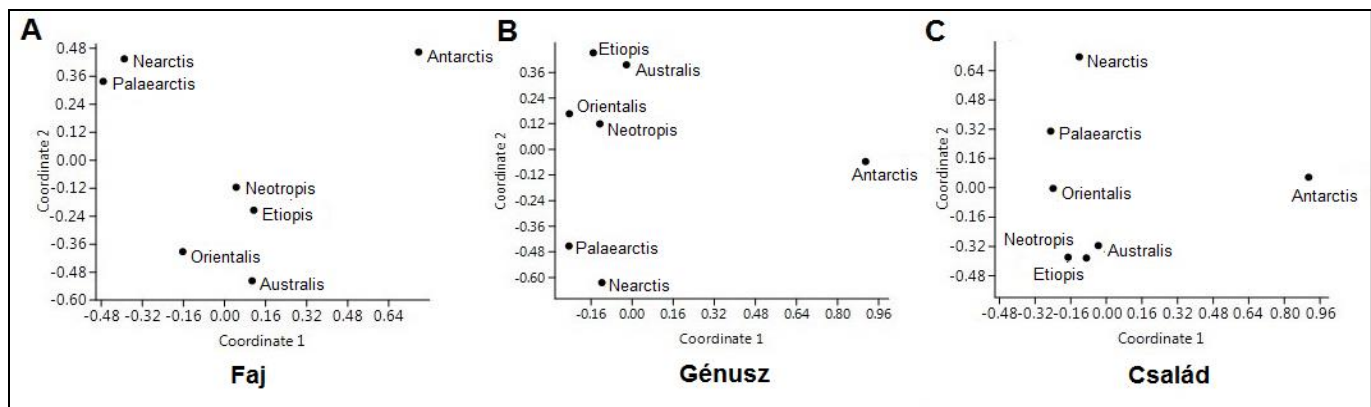
<b>B</b>	Etiopis	Neotropis	Palaearctis	Nearctis	Orientalis	Australis	Antarctis
<b>Etiopis</b>		217	202	130	245	182	40
<b>Neotropis</b>	101		236	174	247	206	54
<b>Palaearctis</b>	98	107		235	287	188	43
<b>Nearctis</b>	80	86	101		174	126	34
<b>Orientalis</b>	99	108	118	91		233	44
<b>Australis</b>	85	91	94	76	89		53
<b>Antarctis</b>	36	36	35	32	34	35	

## Faj szint

A két távolsági függvényen alapuló osztályozás és ordináció kismértékben hasonló faunabirodalom szerkezetet mutatott a három taxonómiai szinten (1.2-1.5 ábrák). A faj szintű dendrogramok és ordinációk szerint a Palaearctis – Nearctis és Orientalis – Australis faunabirodalmak alkották a leginkább hasonló párokat. A Palaearctis és Nearctis faunabirodalmaknak kiemelkedően magas páros beágyazottság értékük volt, mivel az ő pontjuk (12) helyezkedett el a legközelebb a beágyazottság oldalhoz (alsó oldal,  $N_{rel}$ ), leszámítva az Antarcisszal alkotott párokat (1.6A ábra). Az Antarcis birodalomnál volt az első leágazás a Jaccard-alapú dendrogramon (1.2A ábra). A magas  $\beta_{Jac}$  érték a nagy fajszámbeli különbségnek köszönhető az Antarcis és a többi birodalom között. Ez a jelenség tisztán látszik az Antarcisszal alkotott párok ponthalmazának fajszámbeli különbözőségét ( $D_{rel}$ ) jelentő csúcsnál (1.6A ábra). A Simpson-index használatakor az Antarcis a Neotropisszal alkot egy csoportot a dendrogramon (1.4A ábra) és az



1.2 ábra A hét faunabirodalom „group average” hierarchikus klaszter analízis dendrogramja, Jaccard távolsági függvénnyel, három taxonómiai szinten.

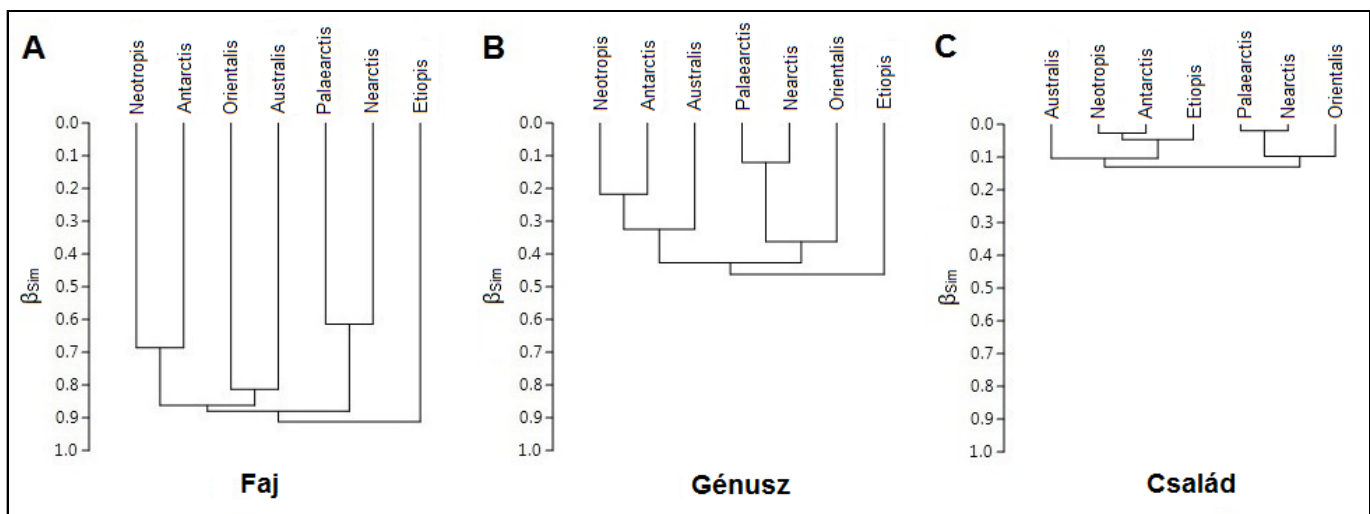


1.3 ábra A faunabirodalmak Jaccard távolsági függvényen alapuló főkoordináta analízise faj- génusz- és család szinten. Az első két tengely kumulatív sajátérték százaléka a megfelelő sorrendben: 36,9; 54,7 és 78,1.

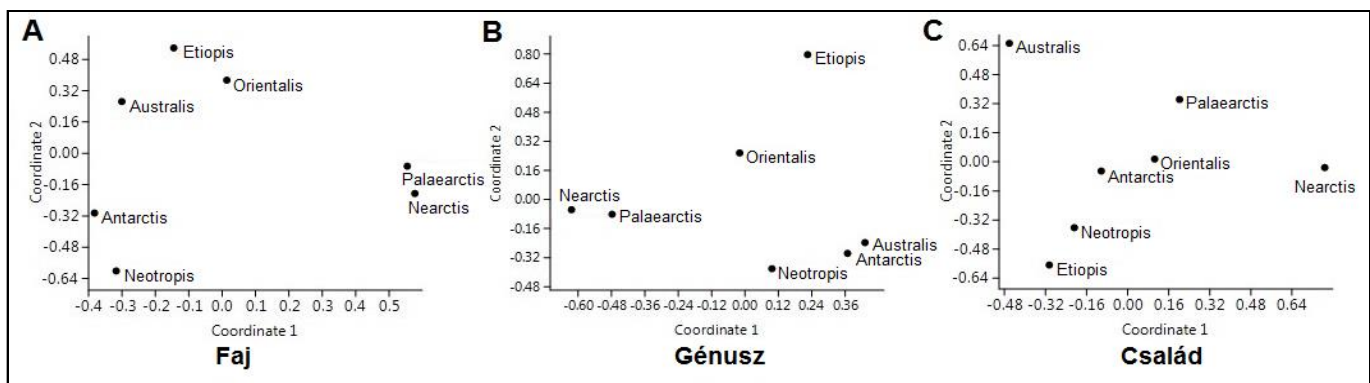
ordinációnál is közel helyezkednek el egymáshoz (1.5A ábra). A Jaccard-indextől eltérően az eredmények itt nem voltak érzékenyek az Antarktisz kiemelkedően alacsony fajszámára, mivel a Simpson-index értéke független a fajgazdagság különbségtől.

### Génusz szint

A távolsági indextől függetlenül, a faj szintű eredményekhez hasonlóan a Palaearctis és a Nearctis alkotta a leginkább hasonló csoportot génusz szinten is (1.2B-1.5B ábrák). Az Antarktisz is hasonló helyzetben van a faj szintű dendrogramok és ordinációk eredményeihez képest az alacsony taxonszáma miatt. A Jaccard-index használatakor az Orientalis és Australis birodalmak (19-es pont, 1.6B ábra), valamint az Orientalis és Neotropis birodalmak (9-es pont, 1.6B ábra) a faj szintű eredményekhez hasonló csoportokat alkottak (1.2B és 1.3B ábra). A Simpson-index használatakor azonban az Orientalis faunabirodalom a Palaearctis – Nearctis csoporttal alkotott hasonló csoportot (1.4B és 1.5B ábra,



1.4 ábra A hét faunabirodalom „group average” hierarchikus klaszter analízis dendrogramja, Simpson távolsági függvényvel, három taxonómiai szinten.



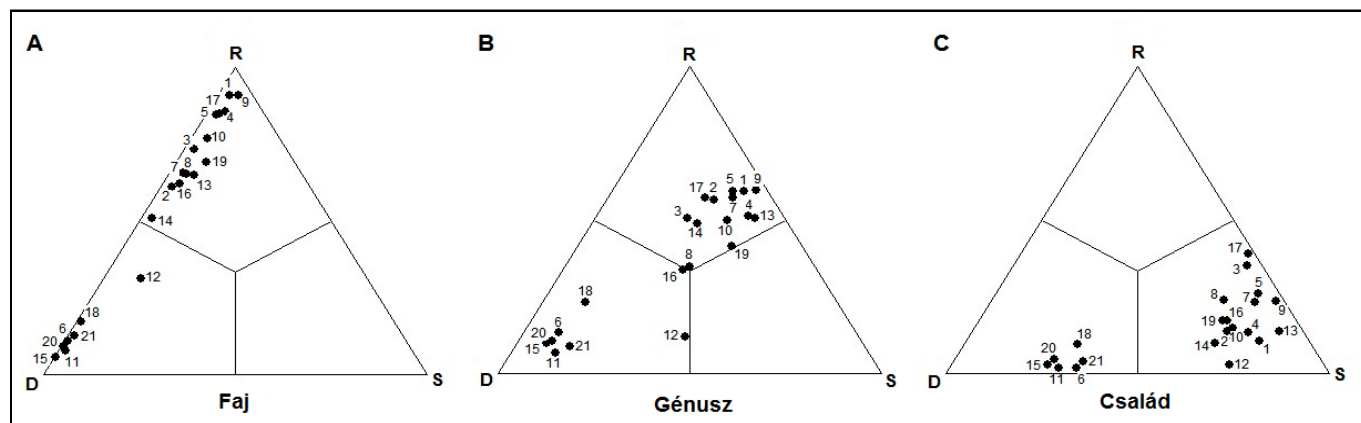
1.5 ábra A faunabirodalmak Simpson távolsági függvényen alapuló főkoordináta analízise faj-, génusz- és család szinten. Az első két tengely kumulatív sajátérték százaléka a megfelelő sorrendben: 47,3; 61,2 és 61,7.



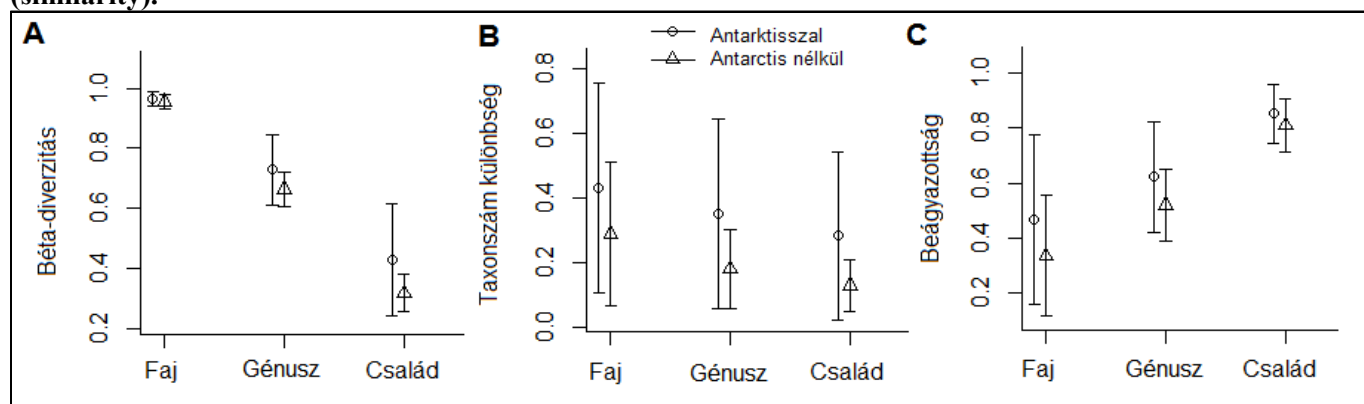
13-as és 16-os pontok, 1.6B ábra). Ez a függvény nem érzékeny a taxonszámbeli különbségekre és a 16-os pont (1.6B ábra) mutatja, hogy az Orientalisnak és a Nearctisnak magas a beágyazottsága, a Nearctisnak továbbá alacsony a génusz száma, tehát a Simpson-index magas értéket vehet fel a Nearctis és az Orientalis között. A 9-es és 19-es pontok szintén közel vannak a taxonszámbeli megegyezés oldalhoz (A oldal, 1.6B ábra), azaz a génuszsámok hasonlóak az Orientalis, Neotropis és Australis birodalmakban, tehát a Jaccard-függvénynél ez a három birodalom egy egységes csoportot alkot. A Palearctis és Nearctis birodalmak között a beágyazottság értéke a faj szinthez hasonlóan kiemelkedően nagy (1.6B ábra, 12-es pont).

### Család szint

Család szinten megváltozik a faunabirodalmak viszonya a faj- és génusz szinthez képest. A Jaccard-index használatakor a Nearctis képezte a második elágazást az Antarctis után (1.2C ábra). A Simpson-függvény használatakor azonban a Nearctis továbbra is a Palearctisszal mutatta a legnagyobb



1.6 ábra A faunabirodalmak simplex diagramjai a három taxonómiai szinten. A számok a birodalmak által létrehozott párokat jelzik, melyek jelentése a 1.2A táblázatban látható. A csúcsoknál lévő betűk rövidítése: D= taxonszám különbség (richness difference), R=fajkicserélődés (species replacement), S= hasonlóság (similarity).



1.7 ábra A béta-diverzitás, taxonszám különbség és beágyazottság átlaga és korrigált tapasztalati szórása a három taxonómiai szinten.

hasonlóságot (1.4C ábra). A Nearctis és a Palaearctis között mért relatív beágyazottság továbbra is a legmagasabb a többi birodalomhoz képest (leszámítva az Antarctist). A taxonszámbeli különbségük is kiemelkedően magas volt faj és génusz szinten, de nem család szinten (12-es pont, 1.6 ábra). A beágyazottsági értékek család szinten azonban a többi faunabirodalom esetében is magas értékeket értek el (1.6C ábra). Ennek megfelelően a Nearctis és Palaearctis közötti beágyazottsági érték nem kiemelkedő család szinten. Az Antarctisszal alkotott párok továbbra is taxonszámbeli különbség csúcsához közel helyezkednek el (1.6C ábra). Az elvárásnak megfelelően, a fajszámbeli különbség okozta mintázatok a Simpson-index esetében eltűntek (1.4C ábra): a Nearctis és Palaearctis hasonló maradt, mivel a közös fajok száma a Nearctis alacsony család számával lett elosztva. Hasonló okok miatt alacsonyabb különбözőség volt mérhető az Antarctis és a Neotropis között (1.4C és 1.5C ábra).

A következőkben áttekintjük három béta-diverzitás komponens alakulását a három taxonómiai szinten (1.7 ábra). Faj szinten a béta-diverzitás közel egyes értéket vett fel alacsony szórással (1.7A ábra), ami az 1.6A ábrán úgy jelenik meg, hogy a pontthalmaz a simplex bal éléhez közelít. A beágyazottság ezzel szemben a legalacsonyabb, bár igen magas a szórása. Génusz szinten a béta-diverzitás alacsonyabb és a szórása is nagyobb (1.7A ábra), ami a simplex ábrán egy szélesebb pontthalmazként jelenik meg (1.6B. ábra). Család szinten van a legalacsonyabb béta-diverzitás, és egyben a legnagyobb beágyazottság. Minden átlagot és szórást az Antarctis birodalom nélkül is ábrázoltam, mivel ezzel a birodalommal alkotott párok erősen eltérnek a többi birodalom pár értékeitől. Az Antarctis nélkül minden változó kisebb szórással szerepel.

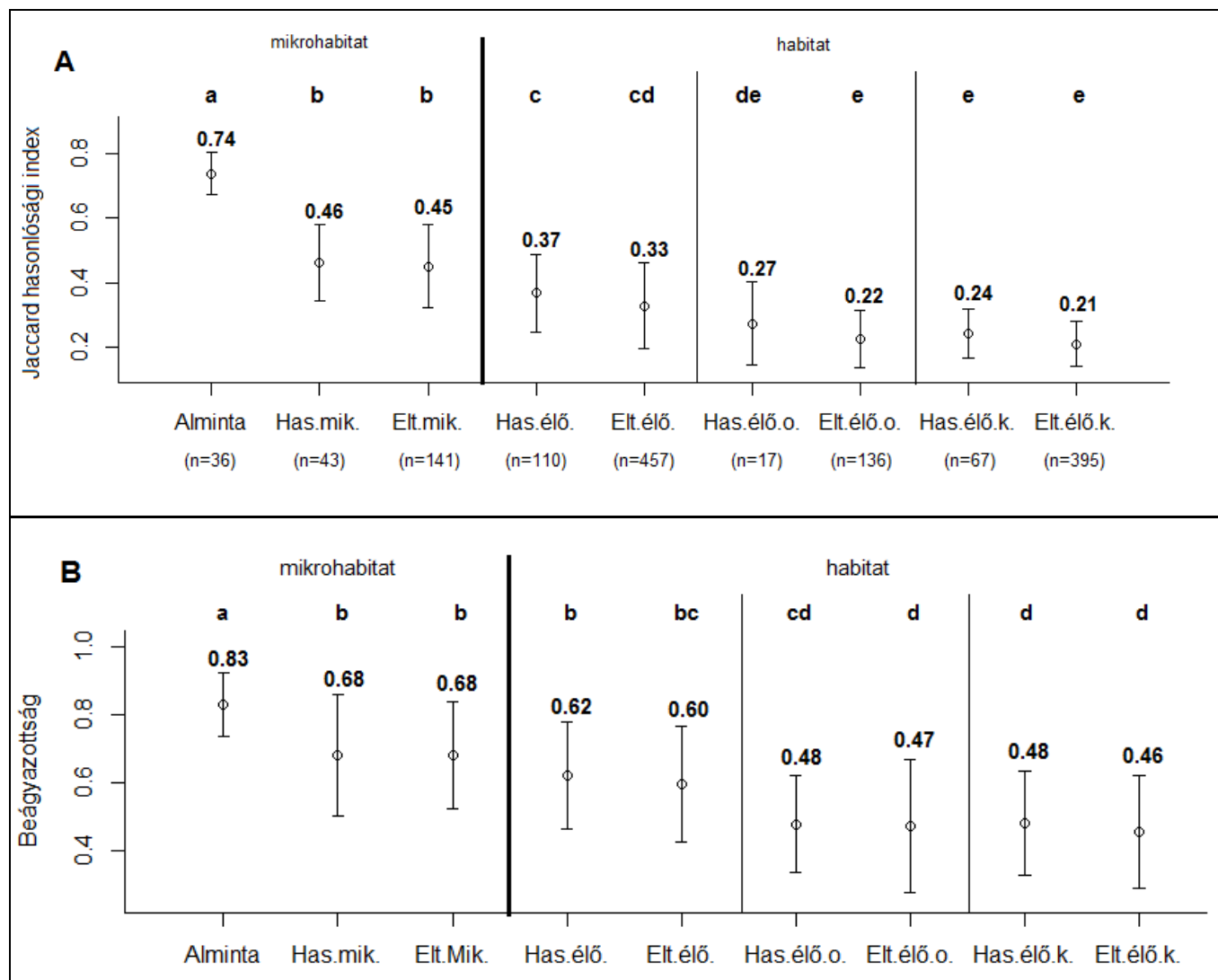
## *2. A térbeli lépték és az élőhely minőségének szerepe az oribatidák mintázataiban*

Ebben a fejezetben különböző térléptékek (kontinens és ország / élőhely és mikrohabitat) egységeinek oribatida listáit hasonlítottam össze génusz szinten. Az alminták kategórián belül a legmagasabb Jaccard-hasonlóságot (2.1A ábra) és beágyazottságot mérhettem (2.1B ábra). Ezen értékek minden más eredménytől szignifikánsan eltértek. A magas hasonlóság és beágyazottság miatt a kategória pontpárjai a hasonlóságot jelző (S) csúcshoz helyezkednek el közel (2.2 ábra).

Génusz szinten a mikrohabitatok oribatida listái között szignifikánsan alacsonyabb hasonlóság és beágyazottság mérhető, mint az alminták között (2.1 ábra). Az alminták esetében is hasonló (illetve azonos) a mikrohabitat típusa, de ott egy nagyobb homogenizált mintát vizsgáltunk, tehát a térbeliség okozta mozaikosság nincsen benne. A mikrohabitatok típusa azonban nem okozott szignifikáns különbséget az összehasonlított minták között, mivel sem a Jaccard-hasonlóság, sem a beágyazottság nem

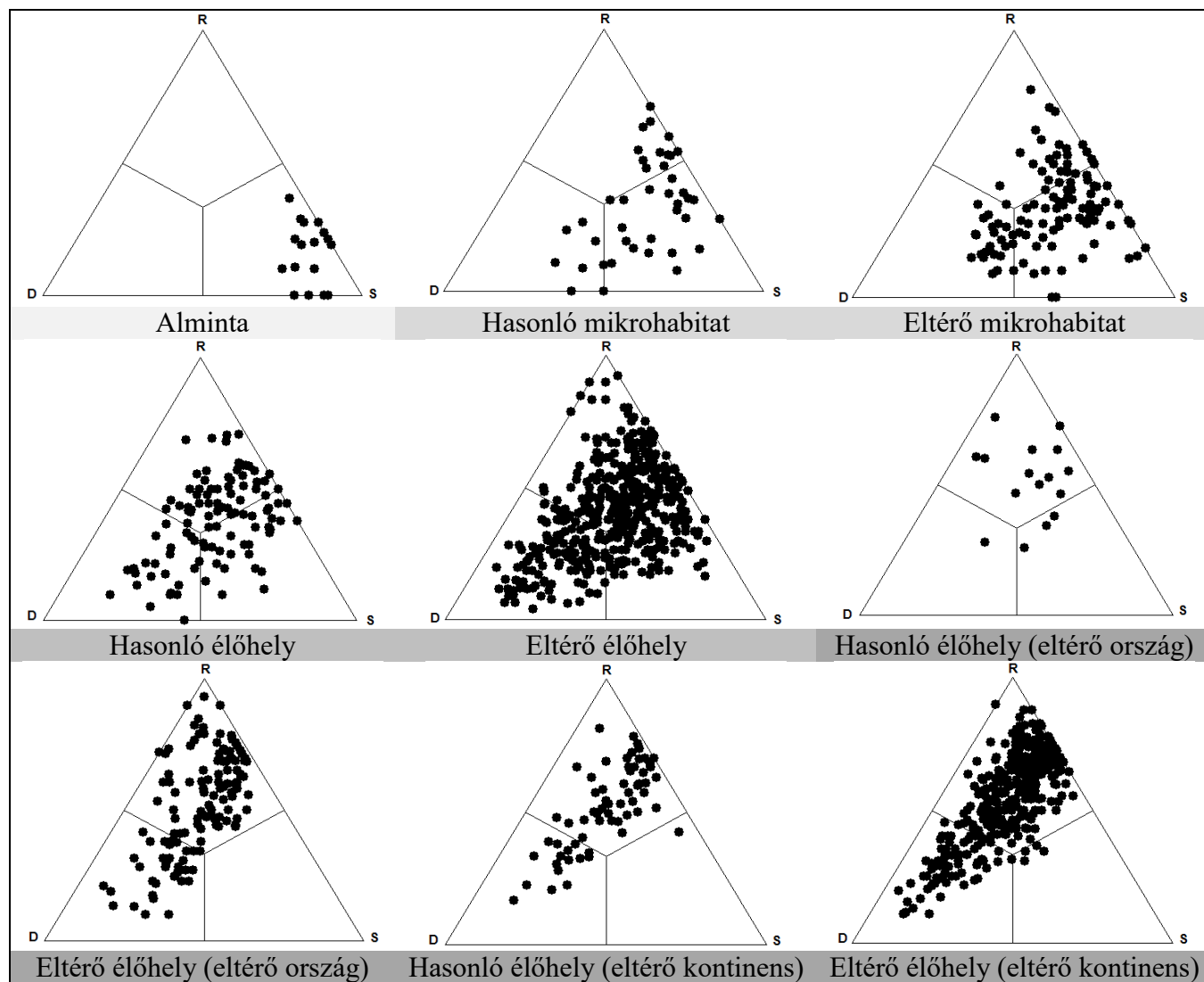
különbözött a két kategória között. A két mikrohabitat kategória simplex ábrája is hasonló egymáshoz (2.2 ábra).

A következő kategóriák már azonos vagy eltérő típusú élőhelyek oribatida génusz listáit hasonlítják össze három térléptéken: országon belül, országok között, kontinensek között. A térléptékeken belül azonban nem figyelhető meg szignifikáns különbség az eltérő és hasonló típusú élőhelyek hasonlósága és beágyazottsága között (2.1 ábra), vagyis a mikrohabitat minőségén túl a habitat minőségének különbsége sem mérhető megfelelő mértékben génusz szintű, prezencia-abszencia adatokkal.



2.1 ábra A Jaccard hasonlósági függvény (A) és a beágyazottság (B) átlag és szórás értékei a 9 kategóriában. A vonalak feletti számok az átlag értékek. A kategóriák nevei alatt a párosítások száma olvasható az A ábrán. A kisbetűk a Bonferroni korrigált Mann-Whitney tesztek eredményeit mutatják. Rövidítések: Has.mik. –hasonló mikrohabitat; Elt.mik. –eltérő mikrohabitat; Has.élő. –hasonló élőhely; Elt.élő. –eltérő élőhely típus; Has.élő.o. –hasonló élőhely típus, eltérő országból; Elt.élő.o. –eltérő élőhely típus, eltérő országból; Has.élő.k. - hasonló élőhely típus, eltérő kontinensről; Elt.élő.k. –eltérő élőhely típus, eltérő kontinensről.

A térleptékek között azonban megfigyelhető különbség. A mikrohabitatok páncélosatkái jobban hasonlítanak egymásra, mint az élőhelyek oribatida faunái (2.1A ábra). Egy adott országon belül felmért élőhelyek faunái jobban hasonlítanak egymásra, mint amikor egy távoli földrajzi helyről, jelen esetben másik országból származó élőhellyel vetjük össze. A beágyazottság azonban nem tér el szignifikánsan a mikrohabitat és habitat szintje között országon belüli génuszlistákat vizsgálva (2.1B ábra). A beágyazottság értékeinél az országhatár átlépésével történik szignifikáns eltérés. Szignifikáns változás azonban nem figyelhető meg a különböző országból és a különböző kontinensről származó élőhelyek hasonlósága és beágyazottsága között.



2.2 ábra A génusz listák közötti összehasonlítások simplex diagramjai különböző térbeli léptékeken. Minden pont egy összehasonlítást jelent két génusz lista között egy adott térbeli szinten. A simplex diagram rövidítései: R: taxon kicserélődés; D: taxonszámbeli eltérés; S: Jaccard-hasonlóság.

A béta-diverzitás komponenseit együtt figyelve láthatjuk, hogy a hasonlóság csökkenésével a pontfelhők a kategóriákat sorba véve a jobb alsó, hasonlósági csúcstól haladnak a szemközti, a béta-diverzitás mértékét jelentő oldal és a taxon kicserélődést jelentő felső csúcs felé (2.2 ábra). A mikrohabitatokat megkülönböztető első három kategória főleg a hasonlósági csúcsnál lévő harmadban foglal helyet. A habitatokat összevető, de azonos országból származó kategóriák pontthalmaza főleg középen helyezkedik el. Az eltérő országból származó élőhelyek összevetésekor a pontfelhők elmozdulnak a taxonkicserélődés (R) csúcsa felé. A taxonszámbeli különbség (D) értéke átlagosan  $0,25 (\pm 0,18; SE, n=1401)$ , és egyedül az Almintakategória ( $D_{rel}=0,09 \pm 0,07; SE, n=36$ ) tér el szignifikánsan a többi kategóriától (a „Hasonló mikrohabitat” kategórián kívül). Ebben közrejátszhat az a körülmény, hogy megszabtuk a mintaméret alsó határát, és a nagyon kicsi ( $<9$ ) taxonszámú mintákat kizártuk.

### *3. Lokális mintázatképző környezeti faktorok: mikrokozmosz kísérlet*

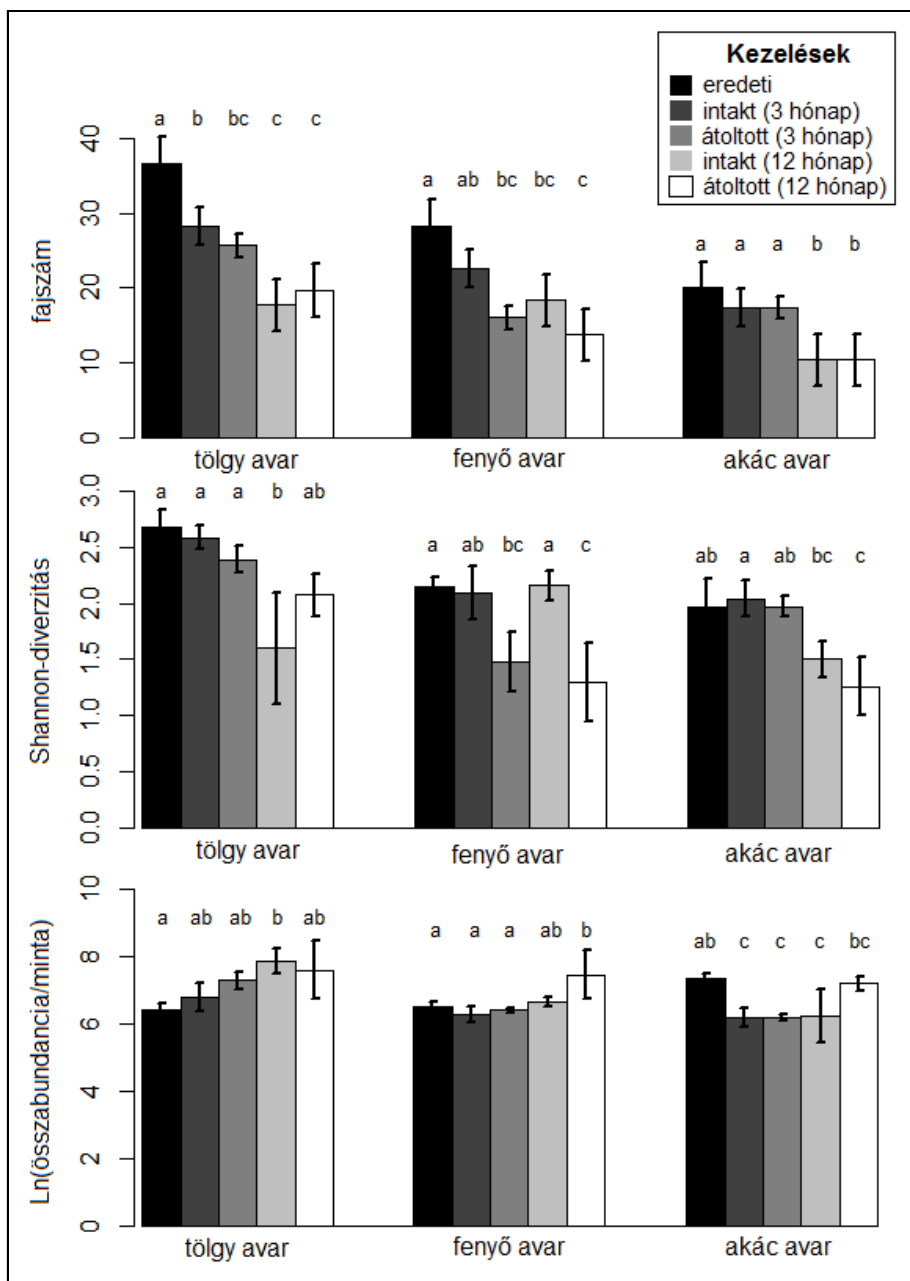
#### A kezelések hatása az oribatida közösségekre, módszertani szempontok

A kísérlet során a mezofauna közösségek többféle kezelést kaptak: átoltás, inkubáció, idegen szubsztrátba való oltás. Ebben a részben az átoltás és az inkubáció oribatidákra való hatását elemzem az eredeti, az intakt és a hazaiba oltott minták összevetésével. Az eredeti mintákhoz képest az egyszerű inkubáció és az átoltást követő inkubáció is lecsökkentette a mintákban található oribatidák diverzitását és fajszerát (3.2 ábra). Mindhárom avartípusnál megegyezik az intakt és a hazaiba oltott mikrokozmosz páncélosatka fajszerája mindkét inkubációs időnél. A fenyőavarnál azonban kismértékben kisebb az átoltott rendszerek fajszerája az intakthoz képest, főleg 3 hónap után. 12 hónapos inkubációt követően a fenyőavarban szignifikánsan alacsonyabb volt a diverzitás értéke az átoltott mintákban az intakthoz képest, de ez volt az egyetlen szignifikáns különbség a diverzitás esetében az átoltott és az intakt minták között. Az átoltás megnövelte vagy változatlanul hagyta az összasabundancia értékét az eredeti közösségekhez képest a tölgy- és a fenyőavar eredetű mikrokozmoszokban. Minden mikrokozmoszra igaz volt, hogy az összasabundancia nem különbözött szignifikánsan az intakt és az átoltott rendszerek között (3.2 ábra).

#### Az oribatida közösségek fajszerája és abundanciája

Összesen 89 113 oribatida egyedet azonosítottam (tölgyből: 33 575, fenyőből: 32 466, akácból: 23 072), amelyek 84 fajhoz tartoztak (II/B Függelék). Három hónap után a tölgyből származó oribatida közösségek esetében a fajszer enyhén magasabb volt a hazai mikrokozmoszokban az idegenbe oltott rendszerekhez képest (3.2 táblázat). 12 hónappal később a hazaiba és a fenyőavarba oltott rendszerek fajszerája hasonlóbbá vált egymáshoz, akácavarba oltva azonban szignifikánsan lecsökkent. A teljes abundancia és a denzitas magas maradt rövid távon a hazai mikrokozmoszokban, és enyhén lecsökkent idegen avarba

futtatva. Hosszú távon azonban a hazaiba és fenyőavarba oltott abundancia értékek hasonlóvá váltak, az akácavarba futtatástól azonban szignifikánsan lecsökkentek.



**3.2 ábra** Az inkubáció hatása az oribatida közösségek fajszámára, diverzitására és összabundanciájára, átlag  $\pm$  SD,  $n=3$ . Az 'eredeti' a frissen gyűjtött minták értékeit jelenti a háromféle avarból. Az „intakt” rendszereket nem oltottam át, hanem csak érintetlenül inkubáltam 3 illetve 12 hónapig. A „hazaiba” rendszereket a származási avartípusnak megfelelő avarba oltottam át, és inkubáltam 3 illetve 12 hónapig. Az összabundanciát természetes alapú logaritmus értékkel fejeztem ki. A különböző kisbetűk a kezelések közötti szignifikáns különbségeket jelölik avartípusonként.

**3.2 táblázat** A páncélosatka közösségek fajszáma, teljes abundanciája és denzitás értékei a tölgy-, fenyő- és akácavarból (átlag  $\pm$ SD, n=3). Rövidítések: *hazai*: hazai avarból származó közösségek; *idegenbe(...)*: hazai avarból idegen avarba oltott közösségek. Egyedsz = egyedszám, mikrok = mikrokozmosz. A különböző kisbetűk a szignifikáns különbségeket jelölik avartípusonként. Abundancia értékek esetében az egyutas ANOVA-hoz  $\ln(x+1)$ -gyel transzformált adatokat használtam.

Tölgyavar	3 hónapos inkubáció			12 hónapos inkubáció		
	hazai	idegenbe(fenyő)	idegenbe(akác)	hazai	idegenbe(fenyő)	idegenbe(akác)
Fajszám	25,7 $\pm$ 1,5 <sup>a</sup>	19,3 $\pm$ 3,5 <sup>ab</sup>	19,3 $\pm$ 4,9 <sup>ab</sup>	19,7 $\pm$ 3,5 <sup>a</sup>	19,3 $\pm$ 4,6 <sup>ab</sup>	9,3 $\pm$ 2,9 <sup>b</sup>
Teljes abundancia (egyedsz/mikro.)	1496 $\pm$ 383 <sup>abc</sup>	475 $\pm$ 96 <sup>bd</sup>	574 $\pm$ 324 <sup>bd</sup>	2492 $\pm$ 1752 <sup>c</sup>	1671 $\pm$ 462 <sup>bc</sup>	174 $\pm$ 58 <sup>d</sup>
Denzitás (egyedsz/g száraz tömeg mikrok.-ként)	44 $\pm$ 11 <sup>abc</sup>	31 $\pm$ 11 <sup>bd</sup>	33 $\pm$ 22 <sup>bd</sup>	65 $\pm$ 46 <sup>c</sup>	83 $\pm$ 22 <sup>bc</sup>	8 $\pm$ 3 <sup>d</sup>
Fenyőavar	hazai	idegenbe(tölgy)	idegenbe(akác)	hazai	idegenbe(tölgy)	idegenbe(akác)
	hazai	idegenbe(tölgy)	idegenbe(akác)	hazai	idegenbe(tölgy)	idegenbe(akác)
Fajszám	16,0 $\pm$ 2,6 <sup>a</sup>	19,0 $\pm$ 2,0 <sup>a</sup>	12,7 $\pm$ 1,2 <sup>ab</sup>	13,7 $\pm$ 2,9 <sup>ab</sup>	16,0 $\pm$ 3,0 <sup>a</sup>	8,7 $\pm$ 1,5 <sup>b</sup>
Teljes abundancia (egyedsz/mikro.)	602 $\pm$ 53 <sup>ab</sup>	2338 $\pm$ 624 <sup>a</sup>	1051 $\pm$ 1084 <sup>ab</sup>	2083 $\pm$ 1574 <sup>a</sup>	2580 $\pm$ 1844 <sup>a</sup>	206 $\pm$ 74 <sup>b</sup>
Denzitás (egyedsz/g száraz tömeg mikrok.-ként)	44 $\pm$ 7 <sup>ab</sup>	70 $\pm$ 17 <sup>a</sup>	57 $\pm$ 59 <sup>ab</sup>	104 $\pm$ 79 <sup>a</sup>	71 $\pm$ 51 <sup>a</sup>	8 $\pm$ 3 <sup>b</sup>
Akácavar	hazai	idegenbe(tölgy)	idegenbe(fenyő)	hazai	idegenbe(tölgy)	idegenbe(fenyő)
	hazai	idegenbe(tölgy)	idegenbe(fenyő)	hazai	idegenbe(tölgy)	idegenbe(fenyő)
Fajszám	17,3 $\pm$ 1,5 <sup>a</sup>	15,3 $\pm$ 2,1 <sup>ac</sup>	13,3 $\pm$ 2,1 <sup>abc</sup>	10,3 $\pm$ 1,5 <sup>b</sup>	12 $\pm$ 1 <sup>bc</sup>	15,7 $\pm$ 1,5 <sup>ac</sup>
Teljes abundancia (egyedsz/mikro.)	479 $\pm$ 43 <sup>ac</sup>	568 $\pm$ 317 <sup>ac</sup>	248 $\pm$ 97 <sup>a</sup>	1363 $\pm$ 274 <sup>b</sup>	1553 $\pm$ 316 <sup>b</sup>	832 $\pm$ 321 <sup>bc</sup>
Denzitás (egyedsz/g száraz tömeg mikrok.-ként)	24 $\pm$ 3 <sup>acd</sup>	17 $\pm$ 9 <sup>ac</sup>	16 $\pm$ 6 <sup>a</sup>	60 $\pm$ 12 <sup>b</sup>	42 $\pm$ 9 <sup>bd</sup>	42 $\pm$ 19 <sup>bc</sup>

A fenyőavarból származó közösségek változói hasonlóan alakultak, mint a tölgyavarból származó értékek. Fenyő- és tölgyavaran hasonló értékeket kaptunk fajszámra, abundanciára és denzitásra, 12 hónappal később azonban az akácavaran lecsökkent mindkét változó (3.2 táblázat).

Az akácavarból származó páncélosatka közösségek fajszáma három hónap után a hazai avarban maradt a legmagasabb, de nem volt szignifikáns eltérés a többi rendszertől (3.1 táblázat). Egy év után azonban a fenyőavaran maradt a legmagasabb a fajszám, ami még a hazai rendszertől is szignifikánsan eltért. Hosszú távon a hazai és a tölgyavarba oltott mikrokozmoszokban voltak a legmagasabb összabundancia értékek. A fenyőavaran is magasabb volt hosszú távon az abundancia, de ez nem volt szignifikánsan nagyobb, mint három hónap után.

### Közösségszerkezet

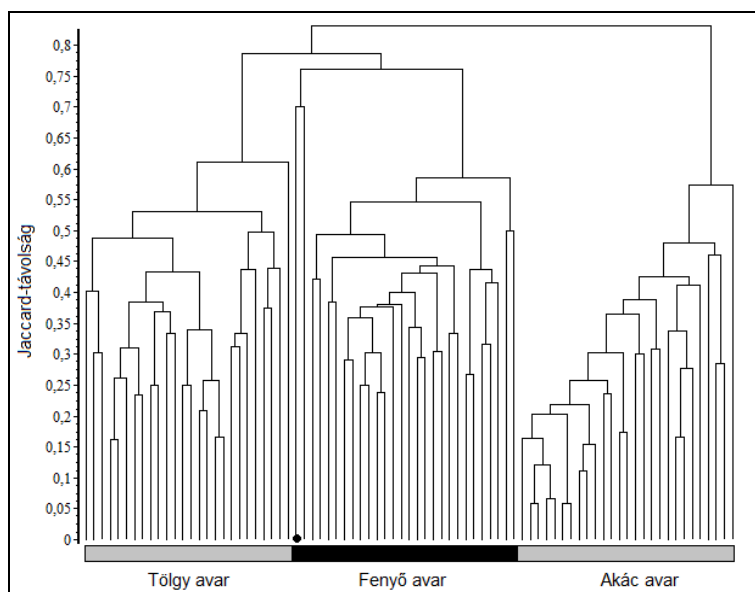
A háromféle eredetű páncélosatka közösség összetétele hasonló maradt a kezelések ellenére (3.3 ábra). Habár a közösségek eltérő avartípusba lettek helyezve, olyan fajok is túléltek, amelyek eredetileg nem

éltek egy adott avartípusban. A PCA elemzések egyik tengelye főleg a domináns fajok szerint, a másik tengelye a teljes abundancia szerint osztotta el a mintákat (3.4 ábra).

A tölgyavarból származó oribatida közösségek esetében a gyakori fajok nagyobb abundanciával fordulnak elő a hazai és a fenyőavarba oltott (12 hónapos) mikrokozmoszokban (3.4a ábra). Ezeknek a fajoknak kevesebb egyedszáma volt a 3 hónapos fenyő- és akácavaran. A hazai mikrokozmoszokban azonban más fajok váltak dominánssá három hónap múlva (*Ceratozetes gracilis*, *Metabelba pulverosa*, *Zetorchestes falzonii* and *Ramusella fasciata*), mint 12 hónap múlva (*Suctobelbella subcornigera*, *Dissorhina ornata*, *Liochthonius horridus*), de közel ugyanazok a fajok voltak dominánsak a hazai és a fenyőavarba oltott rendszerekben.

A fenyőavarból származó közösség hasonlóan viselkedett, mint a tölgyavarból származó (3.4a-b ábra). Három hónap után a közösségek hasonlóbbak voltak egymáshoz hazai illetve akácavara futtatva, mint tölgyavaran. Egy év után a közösség jobban hasonlított a 12 hónapos tölgyavara futtatott közösségre, mint a 3 hónapos hazai mintákra. Hosszú távon akácavara oltva nagyon eltért a közösség a többi kezeléstől.

Három hónapos inkubációt követően mindhárom avartípusban hasonló közösség szerkezetet vettek fel az akácavarból származó oribatidák (3.4c ábra). Egy év után a három avartípusban különféle fajok váltak dominánssá. A *Pilogalumna crassiclava* és a *Suctobelbella sarekensis* a hazai avaran, a *S. subcornigera* a



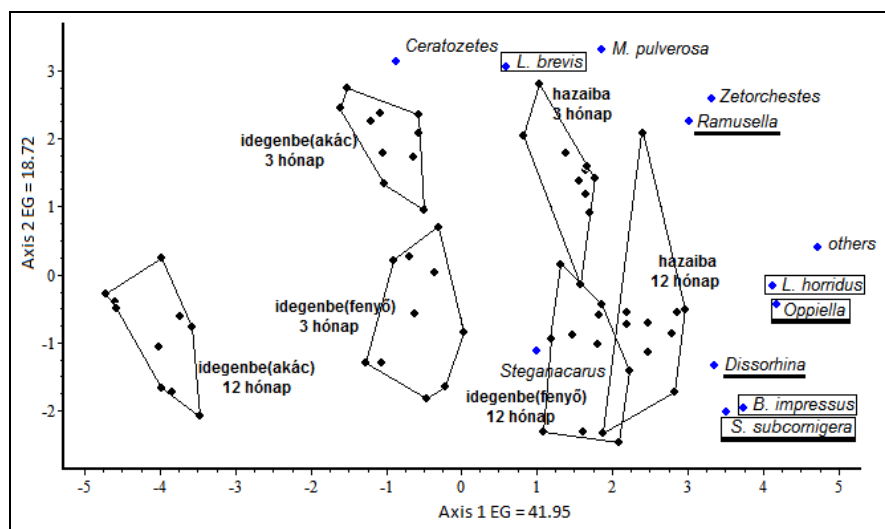
**3.3 ábra** Az összes minta oribatida összetételének osztályozása (group average, Jaccard-index). A dendrogram alatti szubsztrát nevek arra az avartípusra vonatkoznak, ahonnan a közösségek származnak. A kis fekete kör egy olyan tölgyavar eredetű mintát jelöl, amely átkerült a fenyőavarból származó csoportba (12 hónapos tölgyből akácba oltott minta).



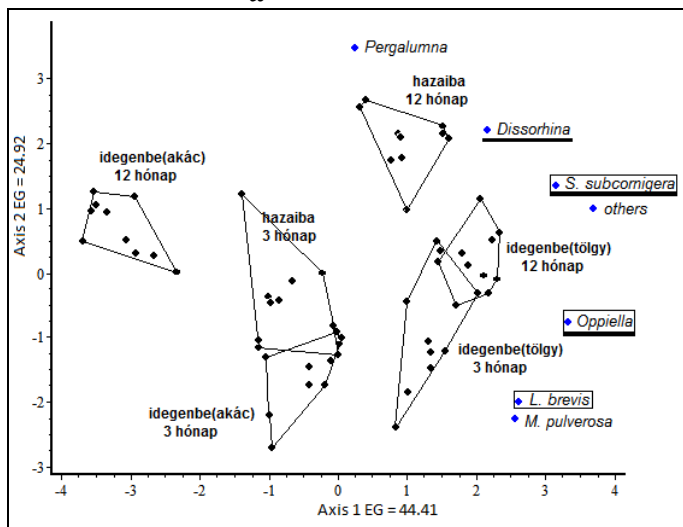
tölgyavárban vált dominánssá. A legnagyobb fajsza a fenyőavárba oltva fordult elő (3.2 táblázat), de egyik faj sem vált kiemelkedően dominánssá mint a másik két avár esetében.

### Szaporodási mód

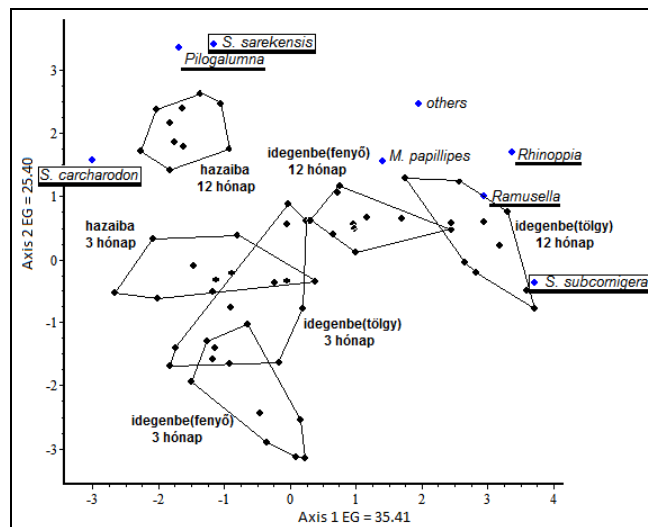
Az eredeti közösségekben a gyakori fajok közül a parthenogenetikus egyedek aránya szignifikánsan különbözött a három avartípus között (ANOVA,  $F_{2,6} = 35,45$ ;  $P < 0,001$ , 3.3a táblázat). A fenyőavárban 54% volt az ivartalanul szaporodók aránya. Tölgy- és akácavárban ez az arány 24% és 20% volt, és nem



a



b



c

3.4 ábra Főkomponens analízis az első két tengellyel tölgy-(a), fenyő- (b) és akácavárban (c) származó közösségek gyakori fajai. Minden kezeléshez 10-10 pseudo-mintát hoztam létre randomszám-generátorral. Rövidítések: hazaiba: hazaiba oltott páncélosatka közösség; idegenbe(): eredeti avartól eltérő avartípusba oltott oribatida közösség. A sajátértékszázalékok a tengelyen szerepelnek. A parthenogenetikus fajok be vannak keretezve, a mindenevő fajok alá vannak húzva.

különbözött egymástól szignifikánsan ( $P=0,62$ ). A parthenogenetikusok százalékos eloszlása nem különbözött a kezelések között a tölgy- és akácavarból származó közösségek esetében. Egy év után az akácavarba oltott fenyőavarban élő páncélosatka közösségekben lecsökkent az ivartalanul szaporodók aránya, de ez az érték csak a tölgyavarba oltott minták esetében szignifikáns. Az arányok szórása magas volt egy év után minden kezelésnél.

### Táplálkozás

A detritívór fajok ritkák voltak az egész vizsgálat során és nem is növekedett az arányuk egyik kezelés hatására sem (3.3b táblázat). A mindenevő egyedek aránya különbözött az eredeti közösségek között (ANOVA:  $F_{2,6}=268,1$ ;  $p<0,0001$ ), a fenyőavarban volt a legnagyobb, akácavarban a legkisebb. Később minden rendszerben közel 50:50 lett a gomba- és mindenevő egyedeknek az aránya, nagy szórásértékekkel. Ez az arány volt jellemző eredetileg is a tölgyavarból származó közösségre. A különböző kezelések között sehol sem találtunk szignifikáns különbségeket a mindenevő (és ezzel egyidőben a gombaevő) egyedek aránya között.

### Háttérváltozók elemzése

A tölgyavarban voltak a legalacsonyabb, az akácavarban a legmagasabb pH értékek (3.4 táblázat). A legmagasabb szerves C%-ot a fenyőavarban mértem, ennél alacsonyabb volt a tölgyavarban és az akácavarban, de ez a kettő egymástól nem különbözött. A legmagasabb N% értékek az akácavarban voltak. A mért három érték mindegyike szignifikánsan különbözött az avartípusok között, kivéve a fent említett szén százalék a tölgy- és az akácavar esetében. Az alacsony szórásértékek mutatják, hogy az átoltásos kezelések nem változtatták meg nagymértékben a különböző avarminták kémiai tulajdonságait.

Ha az összes mikrokozmoszt figyelembe vesszük, akkor az oribatidák denzitása [ $\ln(\text{ind.})/\text{g dry mass}$ ] negatívan korrelált az avar pH-jával ( $r=-0,78$ ;  $p<0,001$ ) és a teljes N%-kal ( $r=-0,60$ ;  $p<0,001$ ). Továbbá pozitívan korrelált a teljes C%-kal ( $r=0,395$ ;  $p=0,041$ ) és a C/N aránnyal ( $r=0,56$ ;  $p=0,002$ ). Ha azonban külön veszem figyelembe a vizsgálatokat a három avartípusra, ez a korreláció nem áll fenn. Kivéve a N%-ot, mely pozitív korrelációt mutatott az akác avarban ( $r=0,74$ ;  $p=0,021$ ), és negatívát a tölgyben ( $r=-0,77$ ;  $p=0,016$ ).

**3.3 táblázat** A parthenogenetikus (a) és a különböző táplálkozási kategóriákba (b) tartozó oribatida egyedek aránya egy adott kezelt mikrokozmoszon belül. Minden érték átlagot ( $\pm$ SD, n=3) mutat, amelyet a gyakori fajok (az egyedek ~90%-a) között számítottam. A kezelések rövidítései: *hazai*: hazai avarból származó közösségek; *idegenbe(...)*: hazai avarból idegen avarba oltott közösségek. A különböző kisbetűk szignifikáns különbséget jelölnek avartípusonként. (tápl. csop = táplálkozási csoportok)

**a**

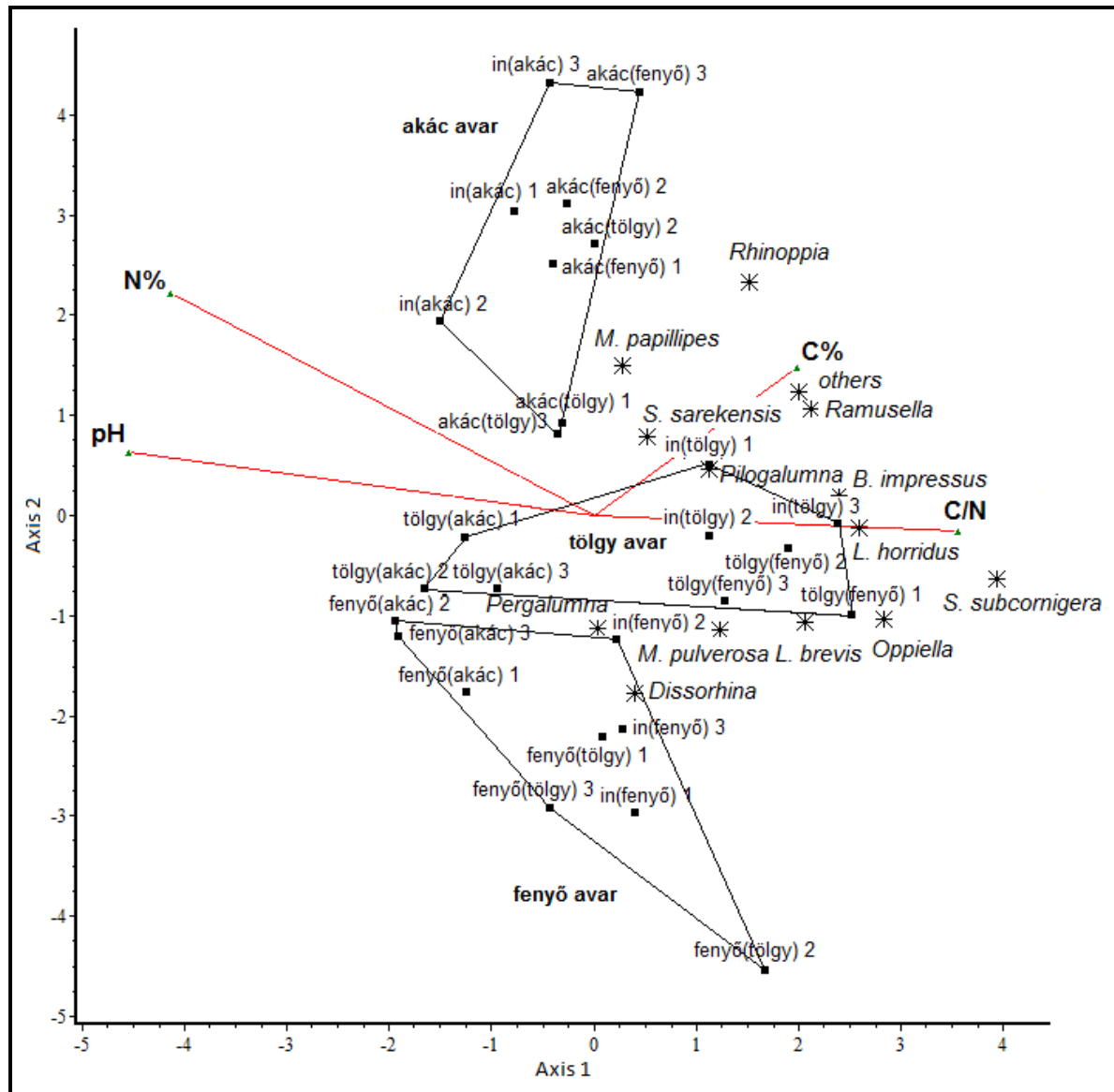
		3 hónapos inkubálás <sup>b</sup>			12 hónapos inkubálás <sup>b</sup>			ANOVA F <sub>6,14</sub> ; p
		hazai	idegenbe(fenyő)	idegenbe(akác)	hazai	idegenbe(fenyő)	idegenbe(akác)	
<b>Tölgyavar</b>	eredeti							
	0,24 $\pm$ 0,06	0,32 $\pm$ 0,03	0,44 $\pm$ 0,19	0,24 $\pm$ 0,23	0,58 $\pm$ 0,12	0,53 $\pm$ 0,26	0,24 $\pm$ 0,23	1,97; 0,139
<b>Fenyőavar</b>	eredeti							
	0,54 $\pm$ 0,04 <sup>ab</sup>	0,81 $\pm$ 0,20 <sup>ab</sup>	0,93 $\pm$ 0,07 <sup>a</sup>	0,58 $\pm$ 0,23 <sup>ab</sup>	0,64 $\pm$ 0,36 <sup>ab</sup>	0,61 $\pm$ 0,29 <sup>ab</sup>	0,17 $\pm$ 0,26 <sup>b</sup>	<b>3,11; 0,038</b>
<b>Akácavar</b>	eredeti							
	0,20 $\pm$ 0,06	0,19 $\pm$ 0,04	0,14 $\pm$ 0,15	0,13 $\pm$ 0,03	0,19 $\pm$ 0,34	0,33 $\pm$ 0,13	0,21 $\pm$ 0,11	1,85; 0,161

**b**

	tápl. csop	eredeti	3 hónapos inkubálás <sup>b</sup>			12 hónapos inkubálás <sup>b</sup>			ANOVA F <sub>6,14</sub> ; p
			hazai	idegenbe(fenyő)	idegenbe(akác)	hazai	idegenbe(fenyő)	idegenbe(akác)	
<b>Tölgy- avar</b>	minden -evő	0,42 $\pm$ 0,04	0,49 $\pm$ 0,03	0,49 $\pm$ 0,23	0,34 $\pm$ 0,19	0,53 $\pm$ 0,14	0,56 $\pm$ 0,28	0,33 $\pm$ 0,22	0,75; 0,619
	gomba -evő	0,47 $\pm$ 0,05	0,48 $\pm$ 0,04	0,46 $\pm$ 0,22	0,61 $\pm$ 0,19	0,42 $\pm$ 0,10	0,41 $\pm$ 0,28	0,52 $\pm$ 0,27	
	detriti-vór	0,08 $\pm$ 0,03	0,03 $\pm$ 0,01	0,05 $\pm$ 0,01	0,05 $\pm$ 0,01	0,05 $\pm$ 0,04	0,03 $\pm$ 0,01	0,15 $\pm$ 0,06	
	ismeret-len	0,03 $\pm$ 0,00	-	-	-	-	-	-	
<b>Fenyő- avar</b>	eredeti		hazai	idegenbe(tölgy)	idegenbe(akác)	hazai	idegenbe(tölgy)	idegenbe(akác)	
	minden -evő	0,79 $\pm$ 0,05	0,57 $\pm$ 0,22	0,66 $\pm$ 0,18	0,62 $\pm$ 0,29	0,69 $\pm$ 0,28	0,58 $\pm$ 0,06	0,56 $\pm$ 0,32	0,41; 0,860
	gomba -evő	0,09 $\pm$ 0,01	0,43 $\pm$ 0,22	0,34 $\pm$ 0,18	0,38 $\pm$ 0,29	0,31 $\pm$ 0,28	0,42 $\pm$ 0,06	0,44 $\pm$ 0,32	
	detriti-vór	0,10 $\pm$ 0,03	-	-	-	-	-	-	
<b>Akác- avar</b>	ismeret-len	0,03 $\pm$ 0,01	-	-	-	-	-	-	
	eredeti		hazai	idegenbe(tölgy)	idegenbe(fenyő)	hazai	idegenbe(tölgy)	idegenbe(fenyő)	
	minden -evő	0,07 $\pm$ 0,02 <sup>a</sup>	0,45 $\pm$ 0,08 <sup>ab</sup>	0,30 $\pm$ 0,18 <sup>ab</sup>	0,44 $\pm$ 0,28 <sup>ab</sup>	0,69 $\pm$ 0,29 <sup>b</sup>	0,64 $\pm$ 0,27 <sup>b</sup>	0,66 $\pm$ 0,08 <sup>b</sup>	<b>3,76; 0,019</b>
	gomba -evő	0,80 $\pm$ 0,06	0,55 $\pm$ 0,08	0,70 $\pm$ 0,18	0,56 $\pm$ 0,28	0,31 $\pm$ 0,29	0,36 $\pm$ 0,27	0,34 $\pm$ 0,08	

**3.4 táblázat** A talajkémiai elemzések eredményei a három szubsztráttípusra. Az átlag ( $\pm$ SD,  $n=3$ ) értékeket a 12 hónapig inkubált intakt és átoltott 9-9-9 mikrokozmoszból számítottam (3.1 táblázat). A különböző kisbetűk szignifikáns különbséget jelölnek avar típusonként.

	Tölgyavar	Fenyőavar	Akácavar	$F_{2,24}$	p
pH	$5,32 \pm 0,27^a$	$5,98 \pm 0,14^b$	$6,77 \pm 0,32^c$	71,63	<0,001
C%	$36,81 \pm 3,03^a$	$46,30 \pm 1,27^b$	$36,30 \pm 5,16^a$	22,86	<0,001
N%	$1,64 \pm 0,09^a$	$1,35 \pm 0,11^b$	$2,06 \pm 0,20^c$	57,04	<0,001
C/N	$22,44 \pm 1,38^a$	$34,52 \pm 2,37^b$	$17,60 \pm 1,87^c$	186,1	<0,001



**3.5 ábra** A 12 hónapig inkubált intakt és idegenbe oltott mikrokozmoszok talajkémiai eredményei és a gyakori (és „egyéb”) fajok logaritmikus abundancia adatai alapján készített redundancia analízis. Rövidítések: *intakt(...)*\_1/2/3: a három szubsztrát típus 12 hónapig inkubált intakt mikrokozmoszai, három ismétléssel; *avar (avar)*\_1/2/3: az első avar típus azt jelzi, amelyik avarból származnak a közösségek, a második pedig a fogadó avar szubsztrátot, három ismétléssel. Skála faktor: 4,39.

A redundancia analízisben (3.5 ábra) az intakt mintákat vettem kontrollként az azonosba oltott minták helyett, mert a hangsúly a talajtani háttérváltozók közösségre kifejtett hatásán volt, nem pedig az átoltás következményein. Az akácavarból származó közösségek nem a fogadó szubsztrát háttérváltozói alapján, hanem a közösségi szerkezet alapján helyezkednek el. Egyéves inkubációt követően a tölgyavarból és a fenyőavarból származó közösségek, akácavarba oltva őket, nagymértékben különböztek a többi kezeléstől (nagy fajsza- és egyedszámvesztés miatt). Ennél fogva ezek a minták közelebb voltak a magasabb pH és N% értékekhez, mivel ez jellemzi az akácavart. Ennek ellenére a közösségi szerkezetük nagyon különbözött az akácavar eredetű közösségektől.

#### *4. A természetes változatosság és az ember okozta változások viszonya páncélosatka közösségekben*

##### A Shannon-diverzitás

A legmagasabb Shannon diverzitási értékeket az erdei alminták, az erdei élőhelyek és az erdészet által kezelt élőhelyek esetében mértem (4.1 ábra). A legalacsonyabb értékek a nehézfémekkel szennyezett élőhelyen voltak mérhetők. A fátlan társulások és a mezőgazdasági területek diverzitási értékei hasonlóak voltak egymáshoz. A faj és génusz szintű eredmények igen hasonlóak voltak.

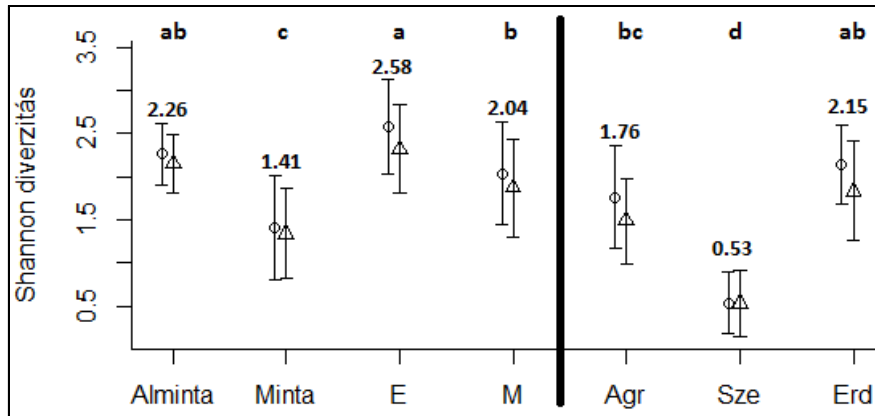
A Shannon diverzitási értékek között mérhető abszolút különbségek a legtöbb természetes élőhelyeket vizsgáló kategória esetében hasonló értékeket vettek fel (4.2 ábra). A mezei élőhelyek között, valamint a fás és fátlan társulásokat összevető kategóriák esetében nagyobb volt az átlag és a szórás is. Hasonlóan magas szórást és viszonylag nagyobb átlagot mérhettünk a szennyezett valamint az erdészeti élőhelyek és a referencia élőhelyek összevetésénél. Az előbbieknél szignifikánsan nagyobb diverzitásbeli különbségek mérhetőek a fás társulások és a mezőgazdasági élőhelyek között, amitől csak egy kicsit tér el a mezőgazdasági és a füves területek közötti különbség.

##### A Berger-Parker index

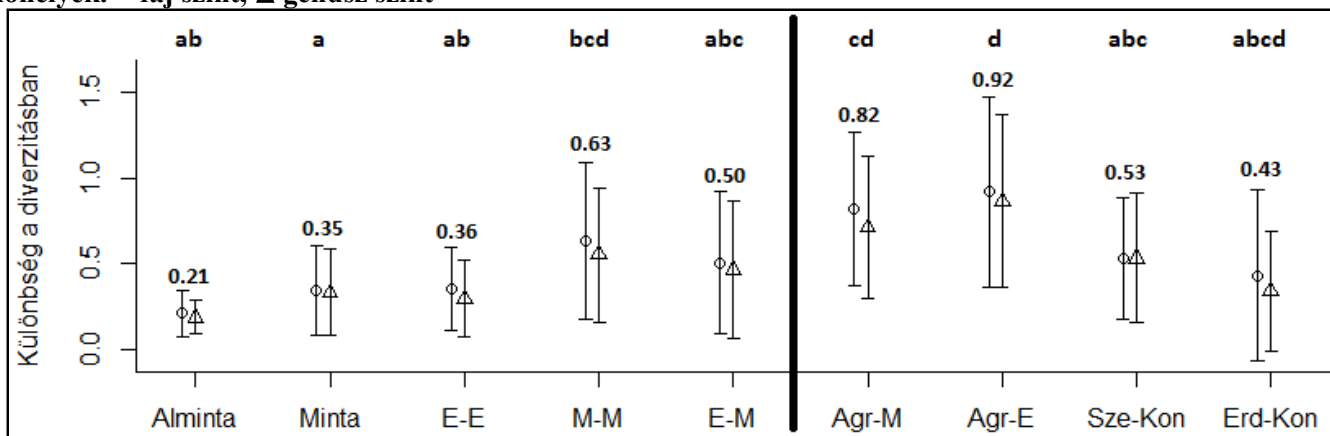
A Berger-Parker index az összes kategória esetében hasonló értékeket vett fel (4.3 ábra). A génusz szintű eredmények a legtöbb esetben teljesen megegyeztek a faji szintűekkel, így azokat nem ábrázoltuk. A minták esetében kiemelkedően magas volt a szórás. Az indexértékek közötti különbségek esetében szintén hasonló eredményeket kaptunk a kategóriák között (4.4 ábra). A legnagyobb különbséget a mezei élőhelyek között mértük, de ez az érték nem tért el szignifikánsan az erdei élőhelyek (E-E) és a mezőgazdasági és mezei élőhelyek (Agr-M) közötti összehasonlításoktól.

## Jaccard hasonlósági index (prezencia-abszencia adatsor)

A Jaccard hasonlósági értékek esetében a többi vizsgálathoz képest jobban elkülönülnek a faj és génusz szintű eredmények (4.5 ábra). Faj és génusz szinten a legnagyobb hasonlóságot az (al)mintákon belül, valamint az erdei (E-E, akár erdészetileg kezelt, Erd-Kon) élőhelyek között mérhettük. Ennél alacsonyabb, de egymáshoz közeli hasonlóságokat mérhettünk az M-M és E-M kategóriáknál. Utóbbi értékek nem különböztek szignifikánsan a mezőgazdasági (Agr-) és szennyezett (Sze-Kon) élőhelyek vizsgálatánál mért



4.1 ábra A Shannon-index átlag és szórás értékei kategóriánként. A vonalak feletti számok a faj szintű adatok kategóriánkénti átlagát mutatják. A kisbetűk a Bonferroni korrekcióval végzett Mann-Whitney tesztek eredményeit mutatják. A kategóriák rövidítései: Almintá: alminták három erdei élőhelyről, Minta: minták kétféle mezei élőhelyről, E: erdei élőhelyek, M: fátlan, többnyire füves élőhelyek, Agr: mezőgazdasági élőhelyek, Sze: nehézfémekkel szennyezett élőhelyek, Erd: erdészeti beavatkozásokat elszenvedett erdei élőhelyek. ○ faj szint, Δ génusz szint

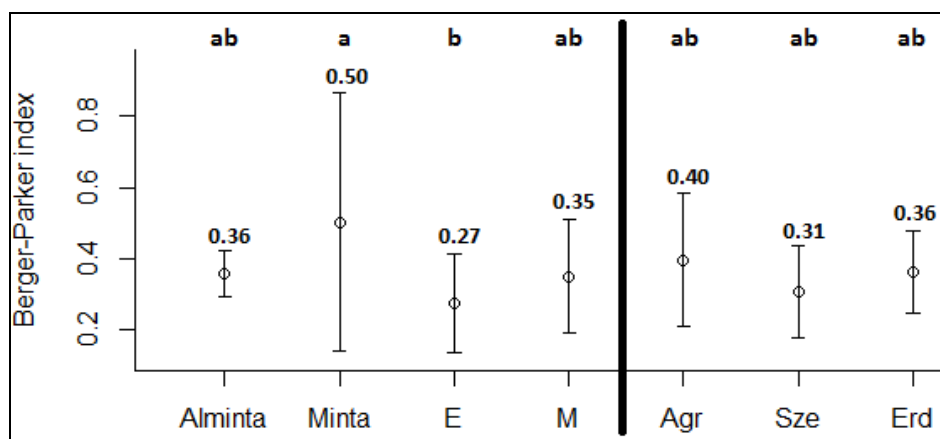


4.2 ábra A Shannon diverzitási értékek közötti abszolút különbségek átlag és szórás értékei egy kategórián belül. A vonalak feletti számok a faj szintű adatok kategóriánkénti átlagát mutatják. A kisbetűk a Bonferroni korrekcióval végzett Mann-Whitney tesztek eredményeit mutatják. A kategóriák rövidítései: Almintá: alminták különbségei három erdei élőhelyről; Minta: minták különbségei kétféle mezei élőhelyről; E-E: erdei élőhelyek összehasonlítása; M-M: mezők, füves területek összevetése; E-M: erdei és füves területek összevetése; Agr-M, Agr-E: mezőgazdasági és füves vagy erdei élőhelyek összevetése; Sze-Kon: szennyezett és kontroll élőhelyek összehasonlítása; Erd-Kon: erdészeti beavatkozást szenvedett és kontroll élőhelyek összehasonlítása. ○ faj szint, Δ génusz szint

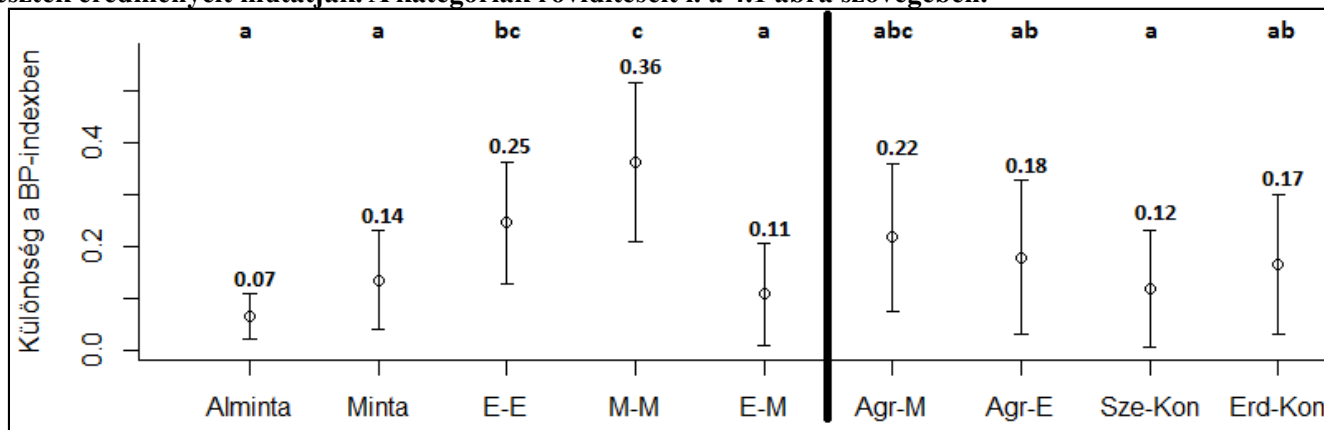
hasonlósági értékektől génusz szinten. Faj szinten az Agr-E szignifikánsan alacsonyabb hasonlóságot vett fel, mint az M-M és E-M kategóriák. (A 4.5 ábra E-E, M-M és E-M kategóriáinak génusz szintű eredményeit érdemes összevetni az előző fejezet 2.1A ábrájával, ahol ezek megfelelnek a Hasonló és Eltérő élőhelyek nevű kategóriák eredményeivel, csak más adatsorokon végeztem el a számításokat.)

#### A Bray-Curtis hasonlósági index (abundancia adatok)

A faj és génusz szint kevés különbséget mutatott egymástól (4.6 ábra). Kiemelkedően magas hasonlóságot mutattak az alminták egymás között. A minták között ennél alacsonyabb volt a hasonlóság, és ehhez az értékhez volt közeli az erdei és mezei élőhelyeken belüli hasonlóság. Az erdészeti kezelés és a

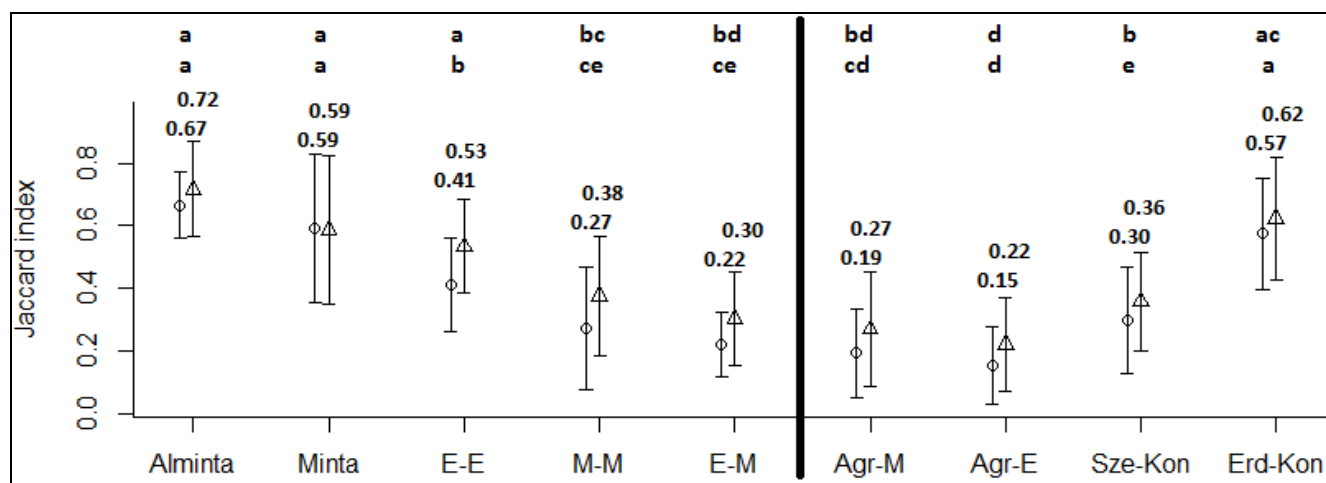


**4.3 ábra** A Berger-Parker index átlag és szórás értékei kategóriánként. A vonalak feletti számok a faj szintű adatok kategóriánkénti átlagát mutatják. A kisbetűk a Bonferroni korrekcióval végzett Mann-Whitney tesztek eredményeit mutatják. A kategóriák rövidítéseit l. a 4.1 ábra szövegében.

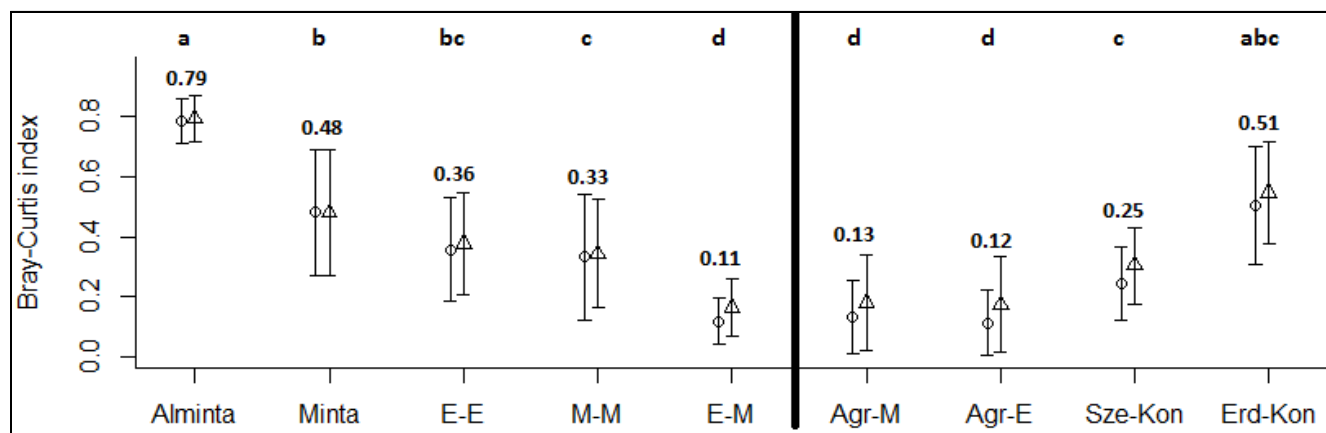


**4.4 ábra** A Berger-Parker diverzitási értékek közötti abszolút különbségek átlag és szórás értékei egy kategórián belül. A vonalak feletti számok a faj szintű adatok kategóriánkénti átlagát mutatják. A kisbetűk a Bonferroni korrekcióval végzett Mann-Whitney tesztek eredményeit mutatják. A kategóriák rövidítéseit l. a 4.2 ábra szövegében.

kontroll élőhelyek között az előbbiekhöz közeli hasonlóságot kaptam (Erd-Kon). A szennyezett élőhelyek és a kontroll élőhelyek közötti hasonlóság (Sze-Kon) a természetes élőhelyeken belüli értékekhez állt közel (E-E, M-M). A legalacsonyabb hasonlóságokat a mezőgazdasági és természetes élőhelyek közötti összehasonlítás (Agr-M, Agr-E), valamint az eltérő természetes élőhelyek közötti összevetés mutatta (E-M).



4.5 ábra Jaccard hasonlósági index átlag és szórás értékek a kategóriákon belül. A vonalak feletti számok a faj(alul) és génusz (felül) szintű adatok kategóriánkénti átlagát mutatják. A kisbetűk a Bonferroni korrekcióval végzett Mann-Whitney tesztek eredményeit mutatják, felül a génusz, alul a faj szintű adatsorokét. A kategóriák rövidítéseit l. a 4.2 ábra szövegében.



4.6 ábra Bray-Curtis hasonlósági index átlag és szórás értékek a kategóriákon belül. A vonalak feletti számok a kategóriánkénti átlagát mutatják faj szinten. A kisbetűk a Bonferroni korrekcióval végzett Mann-Whitney tesztek eredményeit mutatják szintén faj szinten. A kategóriák rövidítéseit l. a 4.2 ábra szövegében.



## VI. Megvitatás

### *1. A páncélosatkák globális biogeográfiája*

#### Módszertani szempontok

Különböző térbeli egységek fajlistáit gyakran többváltozós módszerekkel, azaz bizonyos távolsági függvényeken alapuló osztályozásokkal és ordinációkkal elemzik. Ezek az elemzések fontosak a helyi ökológiai és a globális mintázatok feltárásában (Kreft és Jetz 2010). A hasonlóság és a béta-diverzitás, azaz a site-ok/habitatok közötti taxonváltozások mellett a közösségi szerkezet további fontos változói a taxonszámbeli megegyezés vagy különbség, valamint a beágyazottság vagy fajkicserélődés (Baselga 2010; Podani és Schmera 2011; Carvalho és mtsai 2013). Ebben a tanulmányban a távolsági viszonyok és a béta-diverzitás összetevőinek kombinálásával olyan fontos adatszerkezeti tulajdonságokra derült fény, amiket a többváltozós módszerek nem mutattak.

A beágyazottság és a taxonszámbeli különbség hasznosnak bizonyult a különböző távolsági függvényekkel kapott birodalomközi viszonyok (a dendrogramok szerkezete és az ordinációk mintázata) megmagyarázásában. Például, a Jaccard-index használatakor az Antartcis a leginkább a többtől különböző birodalom volt, Simpson-függvény esetében azonban a Neotropis birodalommal magas hasonlóságot mutatott. A két függvény által mutatott eredmény különbsége az Antartcis többi birodalomhoz viszonyított igen alacsony taxonszámára vezethető vissza. A Jaccard-indexet nagymértékben befolyásolja a két vizsgált egység fajgazdagsága (Kreft és Jetz 2010), amelyet a Simpson-index teljes mértékben figyelmen kívül hagy (Lennon és mtsai 2001). Ezt a jelenséget igen jól szemlélteti a pontthalmaz a simplex háromszög taxonszámbeli különbséget jelentő csúcsánál, amelyet az Antartcis alkot a többi birodalommal mindhárom taxonómiai szinten.

A Palaearctis és Nearctis faunabirodalmak nagyon hasonlóak voltak faj- és génusz szinten. Család szinten azonban a Nearctis birodalom vált az egyik leginkább különböző birodalommá Jaccard-indexet használva. E két birodalom páros beágyazottsági értéke minden taxonómiai szinten magas volt, de ez csak faj- és génusz szinten különült el nagymértékben a többi birodalommal alkotott páros értéktől (kivéve az Antartcist). A Palaearctis birodalomnak tehát család szinten nem csak a Nearctisszal, hanem más birodalmakkal is magas volt a beágyazottsága, ami mellé magas közös családszám is tartozott, így alacsonyabb volt a Jaccard-távolság a Nearctistől. Ha csak a Jaccard- és Simpson-indexet vettem volna alapul az elemzéshez, ez a struktúrabeli különbség nem lett volna megfigyelhető. A beágyazottság és a taxonszámbeli különbség figyelembevétele tehát elősegítette a faunabirodalmak közötti viszonyok feltárását. A fajszámbeli különbség kiiktatása egy hasonlósági indexből (l. Simpson-index) hatással van az

összehasonlítható egységek viszonyának kifejezésére, és ez a hatás megkérdőjelezheti ennek az indexnek a használatát, ez a kérdés azonban további vizsgálatot igényel.

Az SDR-simplex egy újabban bevezetett módszer a béta-diverzitás összetevőinek elemzéséhez (Podani és Schmera 2011) és már számos tanulmány használta természetvédelmi (Bagella és mtsai 2014; Foggi és mtsai 2014; Nascimbene és mtsai 2015) vagy biogeográfiai (Kougiomoutzis és mtsai 2014; Schiaparelli és mtsai 2014) vizsgálatokhoz. Néhány ezek közül az SDR-megközelítést használta ordinációk, például az NMDS vizsgálatok kiegészítésére (pl. Schiaparelli és mtsai 2014), de az eredményeket nem vetették össze érdemben egymással. Fontos, hogy a különböző ökológiai adatok szerkezeti jellegét elemezzük, a módszereket fejlesszük, de hasznos lehet a különböző módszereket kombinálni is. A simplex háromszögek és a többváltozós módszerek együttes elemzése igen bonyolult lehet, ha a vizsgálati egységek vagy ökológiai közösségek száma viszonylag magas és a páros összehasonlítások pontthalmaza áttekinthetetlené válik. Ennek megfelelően azt javaslom, hogy ha magas mintaszámú adatot dolgozunk fel, a vizsgálati egységek egy részét össze kell vonni valamilyen szempont szerint (pl. földrajzi terület). Robosztusabb adatszerkezettel (mint amilyen a faunabirodalmaké) az eredmények jobban értelmezhetőek lesznek.

#### Az oribatidák biogeográfiája

Eddig viszonylag kevés figyelem irányult a pácélosatkák globális biogeográfiai mintázatára (pl. Bernini 1979; Chakrabarti és Bhaduri 1988; Starý és Block 1998). A hasonlóságok faj szinten alacsonyabbak voltak, mint génusz vagy család szinten, Schatz (2004) eredményeihez hasonlóan. Mivel egy magasabb taxonómiai szinten lévő csoport földrajzi elterjedése magába foglalja az alacsonyabb szinten lévő csoportjai áréáját (Qian és Ricklefs 2007), a globális béta-diverzitás növekszik a csökkenő taxonómiai szinttel, amit kimutattak már emlősök (Kreft és Jetz 2010), denevérek (Procheş 2005) és edényes növények esetében is (Qian és Ricklefs 2007).

A faunabirodalmakkal kapcsolatos globális szintű vizsgálatokat a mai napig főleg szárazföldi gerinces csoportokkal végezték el, ennek megfelelően munkámban is jobbra gerinceseken végzett tanulmányokhoz tudom viszonyítani eredményeimet az oribatidákról. Qian (2009) munkájában hozzánk hasonlóan Jaccard távolsági indexet használt négy gerinces csoport globális vizsgálatához, így lehetőségünk van számszerű adatösszevetésre. Faj szinten, a pácélosatkákhoz hasonlóan, a hüllők és kétélűek  $\beta_{Jac}$  értéke is közel volt a legmagasabb (1) értékhez. A szórások azonban mindenhol jelentősek voltak, így szignifikáns különbségről nem beszélhetünk. Az emlősök és madarak béta-diverzitása faj szinten alacsonyabb volt mint a pácélosatkáké (és mint a hüllőké vagy kétélűeké). Az állati közösségek béta-diverzitását főleg az adott élőlénycsoport niche-korlátai, diszperziós korlátai és a vizsgált térbeli skála határozza meg (Qian 2009).

Ezen kívül fontos szempont még az élőlények mérete, a habitat típusa és a fajok közti kölcsönhatások (McKnight és mtsai 2007; Lindo és Winchester 2009). Az élőlényközösségek aktuális mintázatai a múlt geológiai, ökológiai és migrációs eseményeit tükrözik (McKnight és mtsai 2007). Qian (2009) szerint a madarak és az emlősök globális béta-diverzitása azért kisebb, mint a hüllők és kétéltűeké, mert előbbieknek nagyobb a diszperziós képességük, és könnyebben meg tudnak birkózni a földrajzi akadályokkal. A páncélosatkákra nem jellemző a madarakéhoz és emlősökéhez hasonló gyors diszperzió, ami főleg a méretükkel és a lassú mozgásukkal magyarázható (Ojala és Huhta 2001). Ez lehet az oka annak, hogy faj szinten inkább a lassabb mozgású, helyhez kötöttebb gerincesekhez áll közelebb a globális béta-diverzitásuk. Az oribatidák képesek ugyan nagyobb utat is megtenni madarak tollazatában utazva (Krivolutsky és Lebedeva 2004), víz útján (Coulson és mtsai 2002) vagy széllel (Lehmitz és mtsai 2011; Lindo és Winchester, 2009), de ezek nem számottevő távolságok vagy ritka események, amelyek nem elegendők ahhoz, hogy a madarakhoz és emlősökhöz hasonló gyors diszperzió létrejöhessen.

A család szintű béta-diverzitás azonban mégis az emlősökéhez, nem pedig a hüllőkéhez és kétéltűekéhez áll közelebb. Ez a jelenség feltételezhetően annak köszönhető, hogy az oribatidák korábban megjelentek a szárazföldön, mint a gerincesek. Fosszilis leletek alapján már a devon időszakban, körülbelül 400 millió évvel ezelőtt is léteztek oribatidák (Norton 1988). Hammer és Wallwork (1979) szerint a globális elterjedésük a kontinensvándorlásokkal hozható összefüggésbe, mivel már a Pangea létezésekor is elterjedtek lehettek. Feltételezhetően a legtöbb mai család képviselője már abban az időben megvolt, amikor még egy nagy szuperkontinens volt a világtengerekben, így abban az időben a mai faunabirodalmaknak megfelelő területek között kisebb volt a diszperziós akadály. Valószínűleg ennek köszönhető a nagyobb hasonlóság és a kisebb béta-diverzitás család szinten. A később kialakult génuszok és fajok azonban már komoly diszperziós akadályokkal állhattak szemben, így ezen a szinten egyre nagyobb különbségek jelenhettek meg a birodalmak között.

A Palaearctis és Nearctis, a Palaearctis és Orientalis, valamint az Orientalis és Australis faunabirodalmak alkották a leginkább hasonló csoportokat faj szinten a dendrogramokon és ordinációkon, mindkét távolsági függvény mellett. Korábbi tanulmányok szerint is (Schatz 2004; Subias munkái) ezek a birodalmak tartalmazták a legtöbb közös fajt és génuszt. Más hasonlósági függvényt használva Cabrero-Sañudo (2012) faj szintű trágyabogár (Aphodiinae, Scarabeidae) listákkal mutatta ki, hogy a Nearctis és Palaearctis a leginkább hasonló faunabirodalmak. Globális denevér adatok alapján a Nearctis a Neotropisszal, az Orientalis a Palaearctisszal alkot hasonló csoportot (Procheş 2005). Pleurokarp mohák alapján a Palaearctis és Nearctis birodalmak annyira közel állnak egymáshoz, hogy egy egységes flórabirodalmat, a Holarctist alkotják (Hedenäs 2007), mint ahogyan az edényes növények esetében is (Cox 2001).

Ebben a tanulmányban a szárazföldi gerincesek és az oribatidák globális mintázatának összehasonlítását az azonos távolsági függvények és faunabirodalmak használata tette lehetővé. Az összevetésnek azonban vannak korlátai a tanulmányokban használt eltérő földrajzi egységek és a taxonómiai feltártságban fellelhető különbségek miatt. Néhány tanulmány kisebb, közel azonos területű földrajzi egység felhasználásával hasonlított össze nagyobb egységeket (pl. faunabirodalmakat) a területkülönbségből származó eltérések elkerülése végett. Qian (2009) kimutatta, hogy gerinces csoportok esetében a  $\beta_{Jac}$  értékek a kisebb és nagyobb földrajzi egységek között nem tértek el szignifikánsan. Kreft és Jetz (2010) emlős adatokon alapuló munkájában egységes területeket (1 hosszúsági fok által meghatározott négyzeteket) és regionális fajlistákat (mint amilyen a páncélosatkáké) is felhasználva hasonlította össze a faunabirodalmakat. A  $\beta_{Sim}$  függvényt és az UPGMA osztályozást használták három taxonómiai szinten, amely lehetővé teszi a tanulmányommal való összehasonlítást. A kétféle területegységen alapuló emlős dendrogram közül a fokhálózaton alapuló, egységes területeket felhasználó dendrogram topológiája hasonlított jobban a páncélosatkák azonos függvénnyel készített dendrogramjára, nem pedig a regionális listáké. Például, az emlősök regionális listáján alapuló osztályozásában a Nearctis nem a Palaearctisszal, hanem a Neotropisszal alkotott hasonló csoportot minden taxonómiai szinten. Ezzel ellentétben a Palaearctis és a Neactis került egy csoportba a kisebb területegységeket felhasználó elemzésben, ami megegyezik a páncélosatkák regionális listákon alapuló topológiájával. További vizsgálatok szükségesek annak eldöntésére, hogy milyen típusú adatstruktúra alkalmasabb a területi dendrogramok készítéséhez, de ennek megválasztása az elemzések céljától is függ (Kreft és Jetz 2010).

A szárazföldi gerincesek és edényes növények globális taxonómiai listái teljesebbek mint a szárazföldi gerinctelen állatoké. Subias (2015) katalógusa több mint 10 000 fajt tartalmaz, de Schatz (2002) becslése szerint ez a szám meghaladhatja a százezret is. Ennek megfelelően a faunabirodalmak közötti hasonlóságokat óvatosan kell kezelni, hiszen ez a tanulmány csak az aktuális tudásunkat tükrözheti, ami a jövőben minden bizonnyal bővülni fog.

## *2. A térbeli lépték és az élőhely minőségének szerepe az oribatidák mintázatában*

A mikrohabitatok oribatida génusz listái jobban hasonlítottak egymásra, mint amikor az élőhelyeket hasonlítottunk össze. A térbeli léptékek ilyen szintű emelkedésével növekvő béta-diverzitást, illetve csökkenő hasonlóságot oribatidák esetében faj szinten is már kimutattak (Lindo és Winchester 2007, 2009). Ez az eredmény a földrajzi távolsággal és az oribatidák diszperziós korlátaival lehet összefüggésben. Egy adott élőhelyen a különböző fajok (génuszok) nagyobb eséllyel fordulnak elő

egyszerre többféle mikrohabitatban. Így a különböző szubsztrátok oribatida listái jobban hasonlíthatnak egymásra, mint a távolabb lévő élőhelyek listái (Lindo és Winchester 2009).

A fenti jelenség megfigyelhető eggyel magasabb térbeli szinten is. Az azonos országból származó élőhelyek között nagyobb hasonlóságot mértünk, mint az eltérő országból származó élőhelyek között. A nagyobb távolság kisebb hasonlóságot jelent az élőlényközösségek között (McKnight és mtsai 2007; Soininen és mtsai 2007; Minor 2011). Keil és mtsai. (2012) madarak és lepkék országon belüli és Európa szintű Jaccard alapú béta-diverzitását tanulmányozták a földrajzi távolság függvényében. Faj szintű eredményeik hasonlóak, mint amit az oribatidáknál tapasztaltunk génusz szinten. A Jaccard béta-diverzitás országon belüli (max 600 km-es távolság) értékei kb. 0,6-0,75-ös értéket vett fel. Oribatida génusz listák esetében ez az érték egy országon belül 0,63-0,67-es átlagot mutatott. Kontinens méretű léptékre váltva ez az érték madarak és lepkék esetében 1500-3000 km-es távolságnál az oribatidáknál kapott 0,75-ös Jaccard-távolságot is elérte, de a távolság növekedésével Keil és mtsai munkájában tovább nőtt a különbség. A két vizsgálat mintavételi és összehasonlítási rendszere eltér egymástól, de az megállapítható, hogy más élőlénycsoportoknál is hasonló léptékbeli változások tapasztalhatók a Jaccard-index értékében, mint a páncélosatkáknál.

Az oribatida génusz listák esetében azonban nincs szignifikáns különbség az élőhelyek hasonlósága között az azonos és a különböző kontinensről származó élőhelyek összevetésekor. Keil és mtsai (2012) vizsgálatában a kontinens határát még át sem lépve, lepke- és madárfajok esetében a Jaccard különbség elérte a maximális egyes értéket. Amikor már eltérő kontinenseket hasonlítottunk össze, oribatidák esetében a béta-diverzitás 0,76-0,79-es átlagos értéket vett fel. Ennek alapján az oribatidák globális mintázata génusz szinten homogénabbnak számít, mint a lepkék és madarak faunája faj szinten. Lehetséges, hogy a lepkék és madarak mintázata is homogénabb lenne génusz szinten, és alacsonyabb különbségeket mutatna, mint faj szinten. A hasonlósági értékek faj és génusz szint között lokális és regionális szinten kisebb (4. fejezet), globális szinten nagyobb (1. fejezet) mértékben különböznek.

Az egyre nagyobb különbségnek a környezeti feltételek, a földrajzi diszperziós és a fajon belüli diszperziós gátak lehetnek az okai. A földrajzi távolság és a környezeti feltételek mintázatképző szerepének súlya nem egészen tisztázott regionális- és globális szinten (pl. Jiménez-Valverde és mtsai 2010; Keil és mtsai 2012). Keil és mtsai (2012) a földrajzi távolság hatása mellett tájhasználati és makroklimatikus tényezők variációját is figyelték, de végül főleg a földrajzi távolság bizonyult szignifikáns mintázatképzőnek. Szintén regionális szintű béta-diverzitásbeli vizsgálatot végzett Jiménez-Valverde és mtsai (2010) pók közösségekkel Spanyolország belső részein (maximum csak kb. 100 km-es távolság). Eredményeik szerint azonban a klimatikus változók voltak a fő mintázatképző faktorok, és nem

a földrajzi távolság. A szerzők lehetségesnek tartják, hogy nagyobb térléptékben más mintázatgenerálók működhetnek. Erdmann és mtsai (2012) páncélosatka közösségeket tanulmányoztak három németországi, kb 400-800 km-es távolságokat átívelő, erdei élőhelyről. Ők nem csak fajösszetételt, hanem közösségszerkezetet is vizsgáltak. Azt találták, hogy az egyik legfontosabb közösségformáló tényező a „regionális faktor” volt, azaz a klimatikus tényezők és az élőhely típusánál fontosabb volt, hogy milyen távolságból származtak a minták. Lehetséges tehát, hogy a klimatikus faktorok szerepe erősen léptékfüggő, és bizonyos földrajzi távolság felett már nagyobb mintázatképző szerepe van a távolságnak, mint a klímának. Zaitsev és Wolters (2006) Európa szerte, Nyugat-Oroszországból, Lengyelországból, Hollandiából és Németországból származó minták oribatida közösségeit hasonlította össze, és a mennyiségi adatokon alapuló Bray-Curtis hasonlóság szerint a távolsággal nőtt a közösségek különbsége. A klimatikus tényezőknek nem volt lényeges hatása a páncélosatkák abundanciájára, a fajösszetételre vonatkozóan azonban nem vizsgáltak összefüggést.

A mikrohabitat és habitat szint között nem volt szignifikáns különbség a beágyazottságban, vagyis a mikrohabitatok oribatidái a nagyobb léptékű élőhelyek oribatidáihoz hasonlóan ugyanolyan mértékben részei egymás génusz listáinak. A beágyazottság mértékét csak mostanában kezdték vizsgálni élőlények térbeli mintázatánál (pl. Baselga 2010; Podani és Schmera 2011), és olyankor is főleg csak nagyobb térléptéken (pl. Svenning és mtsai 2011). A beágyazottságban nagyobb csökkenés következik be országnyi távolságok között mint országon belül. Ezt a jelenséget eddig nem dokumentálták más élőlényeknél. A vizsgált országokon belül viszonylag állandó a nestedness értéke.

A beágyazottság mértéke azonban szignifikánsan lecsökkent, amint átléptük az országhatárokat. A hasonló élőhelyek közötti összehasonlítás még nem tért el nagyon az azonos országból származó értékektől, de tendencia figyelhető meg a csökkenésről, ami eltérő élőhelyeknél és kontinenseknél már szignifikáns. Lehetséges tehát, hogy oribatidáknál kimutatható a távolságfüggő beágyazottság. A beágyazottság földrajzi távolságtól függő változását eddig csak kevesen vizsgálták. Emlősök esetében azonban Európa különböző földrajzi szélességi területein változatos, azaz pozitív és negatív, de nagyon gyenge összefüggést találtak (Svenning és mtsai 2011). Baselga (2010) európai cincér adatokon gyenge negatív korrelációt talált a beágyazottság és a földrajzi távolság között maximum 3000 km-es léptékben.

A mikrohabitatok és habitatok azonos vagy eltérő minősége nem okozott szignifikáns különbséget a génusz szintű oribatida listák hasonlósága vagy egyéb változóval kifejezett értéke között, ami azt jelenti, hogy a génusz listák nem alkalmasak arra, hogy a szubsztrátok vagy élőhelytípusok közötti hasonlósági viszonyokat kifejezzük. Ebben az elkülönítési nehézségben feltehetően nem a génusz szint, hanem a mennyiségi adatok hiánya az ok. Páncélosatka közösségek élőhely típusonkénti elkülönítését már génusz

és család szinten is igazolták (Osler és Beattie 1999). Továbbá a génusz szint ember okozta környezeti zavarások kimutatására is alkalmasnak bizonyult (Caruso és Migliorini, 2006; 1. 3. fejezet). A fenti tanulmányok azonban abundancia értékeket is felhasználtak, ami azt bizonyítja, hogy a prezencia-abszencia adatok kevésnek bizonyulnak az élőhelytípusok elkülönítésére oribatida közösségek esetében.

Ez a vizsgálat az egyik első kezdeményezés arra, hogy a világ nagyszámú oribatidákról szóló adatbázisát egységesen elemezzük. Az ökológiai folyamatokat úgy tudjuk jobban megérteni, ha ismerjük a térbeli mintázatokat. Egy világszerte elterjedt, nagyszámú fajjal és egyeddel önmagukat képviselő élőlényközösségről fontos ismerni nemcsak a lokális, hanem a globális mintázatokat is. A fentiekben láthattuk, hogy a mai napig nem tisztázott, hogy nagyobb térléptéken a környezeti tényezőknek vagy a földrajzi távolságnak van nagyobb módosító szerepe a közösségek mintázatképzésében. Láthattuk, hogy génusz szinten a lokális mintázatokat kevésbé lehet megmagyarázni, habitat szinten sem nagyon lehet különbséget tenni prezencia-abszencia adatok felhasználásával. A beágyazottságnak a különböző térbeli léptékek között észlelt mintázatát ismereteink szerint eddig más élőlénycsoportnál még nem fedezték fel. Eredményeink alapján a génusz szintű bináris adatbázisok inkább a nagyobb földrajzi távolságok egy adott kontinensen belül létrehozott mintázatait képesek kifejezni.

### *3. Lokális mintázatképző környezeti faktorok: mikrokozmosz kísérlet*

#### A kezelések hatása az oribatida közösségekre, módszertani szempontok

Az első hipotézisemnek megfelelően a fajszám és abundancia értékek nem különböztek szignifikánsan az intakt és az átoltott mikrokozmoszok között. A legnagyobb fajszámbeli különbség intakt és átoltott mikrokozmosz között fenyőávar esetében volt mérhető. A talajban élő állatok kicsik, a közösségeikkel végezhető terepi kísérletezés korlátozott, ezért népszerű megoldás őket mikrokozmoszokban tárolni és manipulálni (Huhta 2007; Gergócs és Hugnagel 2011). Mesterségesen kialakított közösségi összetételek használata helyett (pl. Liiri és mtsai 2002; Lenoir és mtsai 2007) a kezdeti közösség szerkezetét eredetinek hagyva a vizsgálat realisabb képet adhat a közösségformáló faktorokról. Az inkubációs időt Domes és mtsai (2007) valamint Lenoir és mtsai (2007) munkája alapján állítottam be. A mikrokozmoszok mérete sem lehetett limitáló tényező a páncélosatka populációk számára, mivel hasonló beállítású mikrokozmosz kísérletekben hasonló abundancia értékeket kaptak (Schneider és Maraun 2009; Domes és mtsai 2007).

A talajfolyamatok kis tégelyekbe kényszerítése a természetben végbemenő folyamatok túlzott leegyszerűsítését okozhatja. Az ökológiai folyamatok azonban legtöbbször nem vizsgálhatóak teljes mértékben, így szükséges a redukció (Kampichler és mtsai 2001). Kísérletem során az egyszerűsödés részben abban nyilvánult meg, hogy az eredeti állapotokhoz képest az inkubáció és az átfuttatás

következtében számos (ritka) faj eltűnt a rendszerből. Ez a körülmény azonban nem befolyásolja a vizsgálatot abból a szempontból, hogy a hazaiba futtatott és kontrollnak kinevezett mikrokozmoszokban is történt redukció, ami megfelelő viszonyítási alapot adott ahhoz, hogy az esetleges változások mennyiben tudhatók be az átfuttatásnak, inkubációnak, illetve a legfontosabb manipulációnak: az eltérő minőségű avar típusnak. Továbbá általában több oribatida egyed volt jelen az eredeti közösséghez képest, azaz sok faj szaporodni is képes volt a rendszerekben. Főleg az Oppiidae, Suctobelbidae és Brachychthoniidae családból származó fajok szaporodtak el a fenyő- és tölgyavarból. Más mikrokozmosz kísérletekben is ezek a csoportok értek el magas abundanciát (Domes és mtsai 2007; Schneider és Maraun 2009). Ezek a családok egyébként is gyorsan szaporodnak (Maraun és Scheu 2000), és denzitásuk nagy az európai lomb- és fenyőerdőkben (Migge és mtsai 1998; Horwood és Butt 2000; Taylor és Wolters 2005; Eissfeller és mtsai 2013). A megmaradó, főleg gyakoribb fajok segítettek megválaszolni azt a kérdést, hogy az avar minősége milyen mértékben befolyásolja az oribatida közösség felépülését.

#### A szubsztrát típusának hatása az oribatidákra

Hipotéziseimben azt feltételeztem, hogy az avarlevél típusa lényeges faktor az oribatida közösségek formálásában. Azt feltételeztem, hogy idegen avarba átolttva a közösségeket, különböző közösségi értékeket fogok kapni, mint amikor az eredeti avertípusba oltottam a mezofaunát, vagyis a mikrohabitat specifikus jelenségét feltételeztem. Ilyen vizsgálatokat páncélosatkákkal még nem végeztek. Hipotéziseim nem minden esetben igazolódtak. Az eredmények változóak voltak közösségtől, avertípustól és inkubációs időtől függően (3.5 táblázat).

A tölgy- és fenyőavarra vonatkozó eredmények nem támasztották alá a hipotéziseimet. Sem a fajszaám, sem az összábundancia nem volt kisebb tölgy- vagy fenyőavarban a hazaiba oltott mikrokozmoszokhoz képest. Egyéves inkubációt követően mindhárom típusú oribatida közösség hazaiban, vagy tölgy-, vagy fenyőavarban érte el a legmagasabb abundanciát. Az akácavarból származó oribatida közösség a fenyőavarban tartotta meg a legmagasabb fajszaámát egy éven keresztül. Továbbá, mindhárom közösségre igaz volt, hogy a gyakori fajok összetétele a fenyőavarban és a tölgyavarban hasonlított egymásra a legjobban egy év után. A páncélosatka közösségek hasonló denzitást és/vagy diverzitást tudnak elérni lomb- és fenyőerdőben az avar eltérő kémiai összetételétől függetlenül (Migge és mtsai 1998; Hansen és Coleman 1998; Taylor és Wolters 2005). St John és mtsai (2011) avardobozokba helyezett sterilizált lomb- és fűavar mintákat cseréltek ki erdei és füves élőhelyek között és azt találták, hogy az oribatida közösségek szerkezete hasonlóvá vált idegen avarban is. Az oribatidák fenyő- és tölgyavarra vonatkozó hasonló



**3.5 táblázat** Az átoltásos kísérlet összegzett eredményei. A sorok jelölik a forrásavart, az oszlopok pedig a fogadó avart. A közösség különböző tulajdonságai avartípusonként vannak összevetve. A zárójelekben lévő számok azt az inkubációs időt jelentik, amely után a cellában lévő állítás igaz. A „magasabb” és „alacsonyabb” jelzők szignifikáns és tendenciózus eredményeket jelentenek.

**Fogadó avartípus**

	Tölgyavar	Fenyőavar	Akácavar	Tulajdonságok	
Forrás avartípus...	Tölgy- avar	magasabb (3,12) magasabb (3,12) a fenyőavaréhoz hasonló (12) →  ivaros dominál (3)	magasabb (12) magasabb (3,12) ← a tölgyavaréhoz hasonló (12)  ~50/50 ivartalan/ivaros (3,12)	alacsonyabb (12) alacsonyabb (12) különbözik a többitől (12)  ivaros dominál (3,12)	teljes abundancia fajszám  közösségi szerkezet  szaporodási mód
	Fenyő- avar	magasabb (3,12) magasabb (3,12) a fenyőavaréhoz hasonló (12) → ivartalan dominál (3,12)	magasabb (3,12) magasabb (3,12) ← a tölgyavaréhoz hasonló (12)  ivartalan dominál (3,12)	alacsonyabb (12) alacsonyabb (12) különbözik a többitől (12)  ivaros dominál (12)	teljes abundancia fajszám  közösségi szerkezet  szaporodási mód
	Akác- avar	magas (12) alacsonyabb (12) a fenyőavaréhoz hasonló (3,12) → ivaros dominál (3,12)	magas (12) magasabb (12) a tölgyavaréhoz hasonló (3,12) ← ivaros dominál (3,12)	magas (12) alacsonyabb (12) különbözik a többitől (12) ivaros dominál (3,12)	teljes abundancia fajszám  közösségi szerkezet  szaporodási mód

reakciója arra utalhat, hogy ezeknek a mikrohabitatoknak közös kedvező tulajdonságaik lehetnek az állatokra nézve azok eredetétől függetlenül.

Az akácavar azonban megfelelt kezdeti elvárásaimnak. A tölgyavarból és fenyőavarból származó páncélosatka közösségeknek hosszú távon alacsonyabb abundanciája és fajszáma lett akácavarnak, és a közösség szerkezete is eltért a másik két avartípusba oltott közösségektől. Az akácavarból származó közösség szerkezete szintén eltért a hazai avarba való oltáskor a másik két avartípushoz képest, és a legmagasabb denzitást hazai avarban érték el. Tehát, az akácavarnak olyan tulajdonságai lehetnek, amelyek a fenyőavarból és tölgyavarból származó oribatidákra nézve kedvezőtlenül hatnak, de az akácavarból származóak számára kedvezőek.

A mikrohabitat minősége befolyásolhatja a parthenogenetikus fajok arányát oribatida közösségekben (Domes és mtsai 2007; Fischer és mtsai 2014). Azt feltételeztem, hogy az idegen avarban majd lecsökken az ivartalanul szaporodó oribatidák aránya a hazai avarhoz képest, mivel a megfigyelések szerint rosszabb körülmények között az ivaros szaporodó oribatidák dominálnak (Fischer és mtsai 2010; 2014). Ez a feltételezés egyedül a fenyőavar esetében igazolódott. Ebben a szubsztrátban volt a legmagasabb a parthenogenetikus egyedek eredeti aránya, majd szignifikánsan lecsökkent az akácavarnak. Az ivartalan

fajok gyakran dominálnak erdei talajban és avarban (Cianciolo és Norton 2006). Kísérletemben azonban a legmagasabb eredeti százalék is csak 50-hez volt közel, amely eredmények hasonlítottak csehországi luc- és bükkerdőkben végzett vizsgálatokéhoz (Farska és mtsai 2014), és csak kismértékben növekedtek a hazai és a tölgyavarban. Ha az akác egy kedvezőtlen élőhely, ahogy azt fentebb feltételeztem, akkor a fenyvesből származó közösségeknél tapasztalható aránycsökkenés az ivartalanul szaporodó oribatidáknál alátámasztja a kedvezőtlen élőhelyen feltételezett ivaros dominanciát. A tölgyavarban azonban eredetileg nem domináltak a parthenogenetikus fajok, és csak enyhén növekedett az arányuk hazai és fenyőavarban. Továbbá nem észleltem, hogy a forráscsökkenés következtében csökkent volna az ivartalan egyedek aránya, mint ahogyan azt Domes és mtsai (2007) kimutatták mikrokozmosz vizsgálatukban. Sőt, arányuk még növekedett is a tölgy- és fenyőavarban néhány hónapos inkubációt követően, pedig az inkubáció bizonyosan forráscsökkenést okozott. Az ivaros és ivartalan fajok válaszai tehát, a feltételezésektől eltérően, nem feltétlenül különböznek jelentősen (Domes és mtsai 2007). Lehetséges továbbá, hogy a mikrohabitatok nagyobb mértékű különbsége okozhat inkább a korábbi tanulmányok által észlelt különbségeket, mint például ami a talaj és a fák kérge között tapasztalható (Fischer és mtsai 2010).

A három avartípus minőségre meglehetősen különbözött egymástól, mivel az erdefenyőnek nehezen bomló túlevelei vannak, a csertölgy csersavat termel, az akácnak meg N-fixáló baktériumai vannak. Eissfeller és mtsai (2013) szerint az oribatidák az avar típusát az alapján preferálhatják, hogy mekkora szervesanyag mennyiséget biztosít számukra. Nagyobb oribatida denzitást találtak ugyanis a nehezen bomló bükkavarban, mint a jobb minőségű (magasabb ásványi- és alacsonyabb szerkezeti anyag tartalmú) kőris- és hársavarban. A tölgy- és fenyőavarban a pH és teljes N% értékek alacsonyabbak, a C/N érték magasabb volt, mint az akácavarban. Negatív korreláció volt az oribatida denzitás és a pH között, de az egyes avartípusokban külön ez nem volt megfigyelhető. A pH nem közvetlenül befolyásolja az oribatidákat (Maraun és Scheu 2000). Erdmann és mtsai (2012) szerint a pH értékkel mért negatív korreláció a talajban élő gyűrűsférgek alacsony denzitásával lehet kapcsolatban, hiszen a gyűrűsférgek jelenléte negatívan hat az oribatidákra. A kísérletből azonban a gyűrűsférgeket kizártam, így a közvetett kapcsolat az oribatidák és a pH érték között nem lehet e férgekkel összefüggésben. Az akácavarnak nagy a N-tartalma, mivel az akácfa N-fixáló baktériumokkal él együtt. Az oribatidák denzitása negatívan korrelált a N%-értékekkel, mint más munkákban is (Erdmann és mtsai 2012). Egy évvel később azonban az akácavar hazai mikrokozmoszában az oribatida denzitás ugyanolyan magas volt, mint a hazai tölgy- és fenyőavar rendszerekben, és az akácavarban az oribatida denzitás pozitívan korrelált a N% értékekkel. Ennek megfelelően a N% nem befolyásolhatja közvetlenül az oribatidákat.

Az oribatida közösségek mintázatára feltehetően hatással volt a három különböző avartípus mikrobiális közössége. A csertölgy őshonos fafaj volt a vizsgálati területen, ezért a mikrobiótája gazdag lehetett. Habár a mintáink ültetett fenyvesből származtak, az erdefenyő őshonos Magyarország távolabbi területein, így a fenyőavar mikrobiális közössége szintén gazdag lehetett. Az adott régióban őshonos, de ültetett faállományok szaprotróf gombaközösségei a természetes állományokhoz hasonló gazdagságot érhetnek el (Buée és mtsai 2011). A sterilizálás és az újraoltás folyamatai feltehetően jobban károsították a fenyőavar mikrobiális közösségét, mint a tölgyavarét, mivel rövid távon kevesebb volt a fenyőavarban a fajsza és az abundancia, mint a tölgyavarban. Az fehér akác egy Észak-Amerikából betelepített invazív fafaj, melynek szaprotróf mikrobaközösségét eddig még nem vizsgálták. Feltételezem, hogy a lebontó gombaközössége fajszegeyebb lehetett, mint a másik két avartípusban. Továbbá, erdei élőhelyeken kevesebb szaprotróf gombafaj képes életben maradni magas N% mellett (Buée és mtsai 2011). Ennek megfelelően azt feltételezem, hogy az, ami az akácavart hosszú távon kedvezőtlené teszi a tölgy- és a fenyőavar oribatidái számára, a gombaközösségre, a táplálékforrásra vezethető vissza.

Hipotézisem szerint a mindenevő oribatida fajok előnyre tehetnek szert idegen avartípusban, ahol az avar minősége és a mikroorganizmusok is, mint táplálékforrások, eltérnek a hazai avarhoz képest, ugyanakkor a mezofauna a hazai avarból származott. A mindenevők aránya azonban nem növekedett szignifikánsan egyik kezelés hatására sem, és a mindenevő:gombaevő arány közel egyforma volt minden mikrokozmoszban. A mindenevő oribatidák állati tápláléka főleg fonálférgekből áll (Heidemann és mtsai 2011). A fonálférgek nagy valószínűséggel jóval nehezebben maradtak életben az átoltás során, mivel kinyerésük más módszert igényel (Coleman és Crossley 2004). A fonálférgeken táplálkozó oribatida fajok azonban képesek arra, hogy áttérjenek más táplálékra különböző mikrohabitatokban (Heidemann és mtsai 2014). Idegen avartípusban feltehetően más gombafajok élnek, mint a hazai avarban, így nehezebben találhatnak táplálékot. Ennek megfelelően az idegen avarba való átoltás ugyanolyan hátrányos lehet a gombaevő és a mindenevő csoport számára. A vizsgálatban 'gyakorivá' vált fajok valószínűleg táplálékgeneralisták. Schneider és mtsai (2004) izotópos vizsgálatai alapján a legtöbb gombával táplálkozó oribatida faj legalább részben gombán kívül mást is fogyaszt. Ha tehát az idegen avarban nem is találtak a gombaevő csoportok megfelelő ehető gombafajt, más táplálékkal lehetséges, hogy tudták pótolni a hiányt. Az ismereteink azonban hiányosak számos faj táplálkozására vonatkozóan, és az irodalomból is gyakran család szinten szereztem az információkat (Schneider és mtsai 2004), tehát az eredményeket óvatosan kell értelmezni.

Az akácavarban található szélsőségesen alacsony páncélosatka denzitas és fajsza azt mutathatja, hogy ebben az avartípusban a gombaközösség szegeyebb lehet, mint a másik két avartípusban, és ez a

mikrobióta csak az akácavaran élő oribatidáknak kedvező hosszú távon. Továbbá a tölgy- és fenyőavaran élő generalista páncélosatkák táplálkozása is limitált lehet, és repertoárjuk csak részben terjed ki az akácavaran élő mikrobiótára. Az akácavaran élő közösség azonban jobban alkalmazkodhatott a kedvezőtlen körülményekhez, és hatékonyabb generalisták lehetnek, mint a fenyő- és tölgyavaran élő fajok.

Ha elméletileg ennyire hasonló a két avartípus (tölgy és fenyő) a páncélosatkák számára, miért különbözik ennyire a két élőhely oribatida összetétele, miközben a két élőhely viszonylag közel helyezkedik el földrajzilag? Mivel a niche-elmélet a kísérletünk alapján nem indokolja a két közösség nagyfokú összetételbeli különbségét, nagy valószínűséggel történeti okai lehetnek. Erre vonatkozóan nincsenek bizonyítékaink, de feltételezni lehet, hogy a környék tájhasználati múltja, a talaj típusa (Maraun és Scheu 2000) és az oribatidák korlátolt diszperziós képessége (Lehmitz és mtsai 2011) szerepet játszhat ebben. A közel lévő, de eltérő erdőtípusok oribatida közösségeinek összetétele jobban hasonlíthat, mint a távolabb lévő, de azonos típusú erdők közösségei. Tehát a regionális faktorok erősebbek lehetnek, mint az erdőtípus a közösségi szerkezet meghatározásában (Erdmann és mtsai 2012). Erdmann és mtsai munkájában azonban többszáz kilométerre lévő élőhelyek szerepeltek Németországon belül, a vizsgálatomban meg mindösszesen 11 km volt a maximum távolság. Lindo és Winchester (2009) munkájában a mienkhez hasonló távolságra lévő erdők oribatida közösségét vizsgálták különböző vízgűjtő területeken, és azt találták, hogy a talajban élő közösségek között nagyobb volt a béta-diverzitás, azaz nagyobb volt a különbség, mint a lombkoronában élő oribatidáknál, mivel a talajban élőknél rosszabb a diszperzió, a fákon élők a szél útján könnyebben terjedhetnek. Ennek megfelelően az oribatidák regionális mintázatképzésében a sztochasztikus jelenségek is nagy szerepet kaphatnak. Caruso és mtsai. (2012) az oribatida közösségekkel kapcsolatban hangsúlyozták, nem az a kérdés már, hogy determinisztikus (niche-elméleti) vagy sztochasztikus (neutrális elmélet) jelenségek határozzák-e meg a közösségi mintázatokat, hanem az, hogy mekkora arányban szerepel ez a kettő a mintázatképzésben. Mivel tehát eltérő erdőtípusok avarszubsztrátjának páncélosatka közösségei hasonlóan viselkedtek azonos és eltérő avartípusokban, ezek az eltérő szubsztráttípusok is nyújthatnak azonos körülményeket sok oribatida faj számára, és a fennálló közösségszerkezetbeli különbségek egy részét feltételezhetően nem a niche-beli különbségekre, hanem egyéb, diszperziós korlátokra és történeti okokra vezethetjük vissza.

#### *4. A természetes változatosság és az ember okozta változások viszonya páncélosatka közösségekben*

Vizsgálatomban különbséget tettem a természetes élőhelyeken belül fellelhető változatosság és az emberi zavarás okozta eltérések között. Ehhez különböző mérőszámmal fejeztem ki a természetes

élőhelyek oribatida közösségeinek különbözőségét és hasonlítottam össze azokkal a mérőszámokkal, melyeket bolygatott és referenciaként szolgáló élőhelyek oribatida közösségei között számítottam.

A megfelelő indikátorszervezetek kiválasztásánál az egyik szempont a monitorozás gyors és könnyű kivitelezhetősége. Az egyszerűsítés egyik módja lehet a határozási munka csökkentése az indikátorszervezetek taxonómiai szintjének faj szintről magasabb szintre történő emelésével (Bedano és Ruf 2010; Groc és mtsai 2010). A vizsgálatomban szereplő diverzitási és hasonlósági mérőszámok hasonló vagy azonos eredményeket adtak faj és génusz szinten. Ez megerősítette Caruso és Migliorini (2006) eredményét, mely szerint az oribatida közösségek génusz szinten is alkalmasak arra, hogy ember okozta zavarások hatását talaj ökoszisztémákban kimutassuk. Ragadozó atkák (Gamasina) esetében azonban a génusz szint nem volt elegendő bizonyos kezelési módok azonosítására, de a földrajzi helyszín és a tájhasználat típusát meg lehetett különböztetni (Bedano és Ruf 2010). A taxonómiai szintek hatékonysága ízeltlábú csoportonként más és más lehet (Nahmani és mtsai 2006).

A Shannon-diverzitási index igen elterjedt mérőszáma a vizsgált közösségek sokféleségének, mivel egyszerű megérteni, számolni és régóta használják már különféle vizsgálatokban (Lamb és mtsai 2009). Oribatida közösségek emberi zavarás okozta változásainak kimutatásához is gyakran alkalmazzák (pl. Scheu és Schulz 1996; Battigelli és mtsai 2004). Mivel a természetes élőhelyeken belüli (E-E, M-M, E-M) diverzitás különbségeket csak az „Agr-E” diverzitási különbségek haladták meg szignifikánsan, a diverzitási index leginkább csak a mezőgazdasági kezelések okozta változások kimutatására alkalmas oribatidák esetében. Az erdei élőhelyek oribatida közösségeinél magas diverzitási értékeket kaptunk, és ez hasonlított az erdészeti területeken mért diverzitásra, aminek következtében nem mértünk nagy különbséget az erdészeti és erdei kategóriák átlagos diverzitás különbség értékei között. Ez azt mutatja, hogy a különböző mértékű fakitermelés és egyéb beavatkozások, mint a talaj égetése okozta változások Shannon diverzitási indexszel nem mutathatók ki hatékonyan. Utóbbi esetben meg kell azonban jegyezni, hogy az erdészeti tanulmányokban a mintavételezés mindig a beavatkozás után több évvel történt, vagyis a páncélosatkáknak volt idejük a regenerálódásra.

A nehézfémekkel szennyezett élőhelyek alacsony diverzitást értek el, emellett azonban a kontroll területek és a szennyezett területek diverzitása között viszonylag kismértékű volt a különbség, ami azt mutatja, hogy ezeknél a vizsgálatoknál a kontroll területek sem lehettek magas diverzitásúak. A Shannon diverzitási index tehát leginkább akkor alkalmazható hatékonyan, ha a mezőgazdasági területek és a természetes erdők közötti kontrasztot szeretnénk kifejezni. Ezt azt jelenti, hogy csak igen nagymértékű közösségbeli különbség kimutatására alkalmas páncélosatkák esetében, mert a diverzitási index természetes élőhelyeken is változatos értékeket vehet fel.

Az emberi tevékenység által okozott változások a Berger-Parker indexszel hatékonyan kimutathatók lehetnek, mivel a zavarás következtében egy közösségben általában egyetlen faj szaporodik el nagymértékben, ami az index magas értékét eredményezi (Belaousof és mtsai 2003, Noti és mtsai 2003). Caruso és mtsai (2008) kimutatták, hogy az index különösen hatékony oribatida közösségek esetében az ember által okozott zavarások, szennyezések kimutatására. Több tanulmány adatait felhasználó vizsgálatom azonban nem támasztja alá ezt az állítást. Az indexértékek nem mutattak jelentős különbséget természetes és zavart élőhelyek között. A természetes élőhelyek között nagyobb indexértékbeli különbségeket mértünk, mint amekkorákat a bolygatott és referenciaként szolgáló élőhelyek között lehetett számolni. Ez azt jelentheti, hogy a természetben nagyobb változatosság fordul elő a dominancia viszonyokban, mint amit az emberi zavarás okozhat, vagy éppen olyan bolygatásokat vettek figyelembe a felhasznált tanulmányok, melyek éppen nem okoztak nagy változatosságot az indexértékekben. Az index hatékonyságát más tanulmányok is megkérdőjelezték futóbogarak alapján (Belaousof és mtsai 2003), illetve önmagában való használatát nem javasolják hasonló témájú vizsgálatoknál (Kindt és mtsai 2006).

A Jaccard-index használata a zavarások kimutatására az adatnyerés leegyszerűsítésének egyik módja, mivel bináris adatokat használ abundancia adatsorok helyett. Eredményeim szerint a Jaccard-féle hasonlósági függvény a Shannon-diverzitási indexhez hasonlóan csak a mezőgazdasági és az erdei élőhelyek között tud elegendően nagy különbséget kimutatni. A prezencia-abszencia adatok azonban más mintázatokat kimutathatnak. Oribatidák esetében a bináris adatokból álló minták közti hasonlóság alapján el lehetett különíteni a tájhasználati módokat, Bray-Curtis indexet használva azonban nem (Minor és Cianciolo 2007).

A Bray-Curtis index gyakran alkalmazott mérőszám talajban élő mikroarthropoda közösségek vizsgálatokor (pl. Cabra-Garcia és mtsai 2012). Tanulmányomban a Bray-Curtis indexszel lehetett legjobban kifejezni a mezőgazdasági tevékenység során keletkező változásokat oribatida közösségekben. Az azonos típusú természetes élőhelyek nagyobb hasonlóságot mutattak egymás között, mint amelyet az agrárterületek és a referencia élőhelyek között lehetett mérni. A természetes élőhelyeken megtalálható változatosság tehát nem haladta meg az emberi tevékenység által okozott változásokat. Ilyen mértékű különbséget csak eltérő típusú élőhelyek között lehetett tapasztalni (E-M). Már korábban is több munka bizonyította, hogy az oribatidák közösségeiben komoly változásokat tudnak előidézni a mezőgazdasági munkálatok (Behan-Pelletier 1999; Gulvik 2007), de eddig nem mutatták ki, hogy ezek a változások a természetes változatossághoz képest mekkorának számítanak. Hasonlóan alacsony Bray-Curtis értékeket mértek lombkorona és erdei talaj oribatida közösségének összehasonlításakor (Karasawa és Hijii 2006; Lindo és Winchester 2007; 2009), vagyis ha egy élőhelyen belül többféle mikrohabitatot figyelünk, akkor

nagyobb változatosságot is tapasztalhatunk. Ez az én adatsorom minta kategóriájából nem tűnt ki, mivel én azonos típusú mikrohabitatokat vettem össze. Az emberi tevékenység hatásainak vizsgálatakor tehát fontos figyelembe venni a mikrohabitatok változatosságát is.

A Bray-Curtis index a többi módszerhez hasonlóan azt mutatta, hogy az erdőkben alkalmazott beavatkozások (pl. fakitermelés és égetés) nem okoztak nagymértékű változást az oribatida közösségekben, mivel a kezelt és a kontroll területek ugyanolyan hasonlóak voltak, mint a természetes erdők egymás között. A felhasznált tanulmányok nagy részében (pl. Berch 2007; Déchéne és Buddle 2009), a fentiekben említett módon, a beavatkozásokat követően néhány év idő ráhagyásával történtek a mintavételezések, vagyis volt lehetőség az oribatida közösségek regenerációjára.

A nehézfémekkel szennyezett élőhelyek ugyanakkora hasonlóságot mutattak a referencia élőhelyekkel, mint az azonos típusú természetes élőhelyek egymás között. Ez azt mutatja, hogy a Bray-Curtis index nem volt elég érzékeny a különbségek kimutatására. Az oribatidák nehézfém-szennyezésre adott válasza az irodalomban sem egyértelmű. Néhány szerző szerint abundancia változásokat idéz elő a nehézfémek jelenléte (pl. Migliorini és mtsai 2005), más eredmények szerint az abundancia és fajösszetételbeli különbségek nem szignifikánsak (Zaitsev és van Straalen 2001; Corral-Hernandez és Iturrondobetia 2012; Skubala és Zaleski 2012). Caruso és mtsai (2009) kimutatták, hogy az oribatida közösségek térbeli változatossága egy szennyezett területen nem a nehézfémek koncentrációgrádiense szerint alakult. A nehézfém-szennyezések esetében különösen fontosnak tartom, hogy a referencia és szennyezett élőhelyek között kimutatott különbségek mellett vizsgálatot kell tartani a kontrollnak használt élőhelyek oribatida közösségeiben fellelhető természetes változatosságról.

A prezencia-abszencia adatok használata a legtöbb esetben nem elegendő arra, hogy talajban élő közösségek zavarásra adott válaszát kifejezzük. A génusz szintre való emelést oribatidák esetében azonban alkalmazhatónak tartom, mivel a legtöbb változás ezen a szinten is kimutatható. A talajban élő közösségek indikációs eszközként való használatakor a természetben előforduló mintázatokat, változatosságot is vizsgálni kell, így lehet megállapítani, hogy az esetleges eltérések valóban a zavarás következményei-e.

## **VII. Következtetések és kitekintés**

Az ökológiai közösségek összetételét a környezeti faktorok és az élőlények diszperziós lehetőségei alakítják, ám ezek a tényezők különböző térbeli léptékeken eltérően hatnak. Az ökológiai mintázatok és folyamatok megértéséhez nem elég tehát lokális szintű vizsgálatokat végezni, hanem szükséges megismerni a magasabb térbeli szinteken létrejövő szerkezeti mintákat is. A többféle térléptéken történő vizsgálódás a közösségi szerkezetet kialakító faktorok feltárását segíti elő.

Páncélosatkák adatsorai alapján a Palaearctis és Nearctis nagyfokú hasonlóságot mutatott, ami néhány más állatcsoporton végzett vizsgálattól eltért. Ez a mintázat feltehetően a különböző állatcsoportok eltérő diszperziós képességére és evolúciós múltjára vezethető vissza. A gerinctelen állatok felhasználása biogeográfiai elemzésekben új távlatokat nyithat a globális biogeográfia vizsgálatában és segíthet megérteni a mai mintázatok kialakulását. A rövidebb távú földtörténeti események megértéséhez a térléptéket is kisebbre kell venni. A páncélosatkák fajelterjedési vizsgálatait szükséges lenne egy-egy kontinensen belül a nagyobb tájegységek listáinak elemzésére kiterjeszteni, amely a közelmúlt fajkeletkezési és migrációs eseményeit segítenék megérteni.

A béta-diverzitás több léptékű mérése képes feltárni a biodiverzitás térbeli mintázatának eredetét és azon folyamatokat, amelyek fenntartják azt (Lindo és Winchester 2009; Qian 2009). Ennek megfelelően fontos fejleszteni az ezzel kapcsolatos módszereket. Tanulmányomban kimutattam, hogy a beágyazottság és a taxonszámbeli különbség figyelembevétele jobb megértést biztosít a távolsági indexek által tükrözött információk vizsgálatakor, így hatékonyabb lehet az adatszerkezet feltárása e módszerek kombinálásával biogeográfiai elemzéseknél.

A különböző térbeli léptékek páncélosatka génusz listáinak összehasonlításakor a közelebbi mikrohabitatok és élőhelyek génusz listái jobban hasonlítottak egymásra, a távolabbi élőhelyeké kevésbé. Ez a magától értetődő mintázat azonban kontinens léptéken már nem volt igaz, ami azt mutatja, hogy a gyakori és sok élőhelyen előforduló génuszok elterjedése a kontinenseken is átível. Ennek a jelenségnek az okát a fentiekben említett módon, kontinensek nagyobb egységein előforduló taxon listák alaposabb vizsgálatával lehetne feltárni. A vizsgálat megmutatta továbbá, hogy míg a globális mintázatok és a nagyobb térbeli léptékek közötti trendek vizsgálatához a taxon listák elegendőek lehetnek, regionális szinten (tehát élőhely típusok megkülönböztetésekor) már szükséges a mennyiségi adatok figyelembe vétele. Az oribatida közösségek nagy térléptékű hierarchikus mintázatelemzésének abundancia adatokra való kiterjesztése közelebb vihet minket a mintázatképzés okainak feltárásához.

Lokális szinten főleg biotikus és abiotikus faktorok befolyásolják a közösségszerveződést. A mikrokozmosz kísérlet feltárta, hogy a fenyő- és tölgyavarra feltehetően olyan közös tulajdonságok jellemzőek, amelyek mindhárom vizsgált oribatida közösség számára kedvezőek. Az akácavarnak viszont olyan jellemzői lehetnek, melyek csak az akácusból származó közösségnek lehet kedvező. Ezek a tulajdonságok feltehetően az avarban élő mikrobióta közösségekkel lehetnek kapcsolatban, amit azonban a kísérlet nem vizsgált. Lehetséges, hogy a fenyő- és tölgyavar gazdagabb és az akácavar szegényebb mikrobiális közössége állt a mintázat hátterében. Az oribatida közösségek lokális fajdiverzitását és szerkezetformálását feltehetően a táplálkozásuk sokfélesége és változékonysága befolyásolja. A



fonálférgek és gombaközösségek vizsgálata a különböző mikrohabitat típusokban segítene pontosabban feltárni azokat a változókat, amelyek bizonyos avartípusokat kedvezőbbekké tesznek az oribatida közösségek számára.

Ember okozta bolygatások oribatidákra gyakorolt hatásának kimutatásához mindenképpen közösségi szerkezetek összehasonlítására van szükség, mert a diverzitási indexek és a taxon listák erre a legtöbb esetben nem alkalmasak. Ezzel együtt azonban a génusz és a faj szintű eredmények között nem találtam szignifikáns különbségeket. Ebből arra következtetek, hogy regionális szintű, azaz élőhelyek vagy mikrohabitatok páncélosatka közösségeit összehasonlító elemzésekhez mennyiségi, azaz abundancia adatokra van szükség, viszont nem feltétlenül szükséges faj szintű adatsor. Nagyszámú különböző adatbázis felhasználásakor a különböző szerzők eltérő taxonómiai ismeretei eltérő faj szintű döntéseket eredményezhetnek. Ennek megfelelően a faj szinten előforduló taxonómiai vélemény eltérések orvoslására a génusz szint alkalmazását javaslom regionális léptékű, több különböző forrásból származó munka együttes vizsgálatához.

Egy adott élőlénycsoport lokális közösségszerveződési folyamatainak megértéséhez elengedhetetlenül szükséges a nagyobb térléptékű mintázatainak vizsgálata is. Páncélosatka közösségek mintázatának esetében minden térléptéken még sok kérdés maradt nyitott, de tanulmányom irányt mutathat a lokális és regionális közösségszerveződési vizsgálatok fejlesztéséhez.

## **VIII. Új tudományos eredmények**

1.1 Kimutattam, hogy a simplex diagramok kiegészítették az indexek alapján megállapított faunabirodalmak közti távolsági viszonyokat az oribatidák globális mintázatával kapcsolatban.

1.2 Kimutattam, hogy a páncélosatkák alapján feltárt faunabirodalom-hasonlósági viszonyok nem minden esetben azonosak más állatcsoportok alapján kapott hasonlósági viszonyokkal.

2.1 Megállapítottam, hogy oribatidák esetében a génuszlisták nem alkalmasak mikrohabitat és élőhely típusok megkülönböztetésére, mivel génusz szintű listák esetében a mikrohabitat és habitat típusa nem befolyásolja a páncélosatka közösségek hasonlóságát egyik vizsgált térbeli léptéken sem.

2.2 Kimutattam, hogy a mikrohabitatok oribatida génusz listái közti hasonlóság szignifikánsan nagyobb, mint a habitatok listáinak egymás közti hasonlósága.

2.3 Egy országon belül, eltérő élőhelyeken felvételezett oribatida génusz listák között szignifikánsan nagyobb a hasonlóság, mint különböző országokban, akár különböző kontinensekről származó élőhelyek listái között, kivéve ha azonos típusú élőhelyeket hasonlítunk össze.

2.4 Megállapítottam, hogy egy országon belül a beágyazottság mértékét nem befolyásolja, hogy a génuszlisták mikrohabitat- vagy élőhely szintűek-e. Ehhez képest a beágyazottság mértéke szignifikánsan lecsökken országhatárok átlépésével és habitat minőségének eltéréseivel.

3.1 Megállapítottam, hogy a páncélosatkák indikátorként való vizsgálatakor a legtöbb mérőszámmal kifejezhető élőhely állapotváltozás faj és génusz szinten is hasonló értéket mutat.

3.2 Kimutattam, hogy a Shannon-diverzitási index és a Berger-Parker index használata kevésbé hatékony a zavart és a természetes élőhelyek összehasonlításához, mint a Bray-Curtis index.

4.1 Kimutattam, hogy a ritkán alkalmazott átoltásos mikrokozmosz kísérleti módszer oribatida közösségek esetében nem okoz szignifikánsan alacsonyabb fajszám és abundancia-különbséget a három avartípus esetében az intakt mikrokozmosz rendszerekhez képest.

4.2 Kimutattam, hogy a három avartípusból származó oribatida közösségek fajszáma és abundanciája egy év alatt nem csökkent le a tölgy- és fenyőavarában a hazai mikrokozmoszokhoz képest.

4.3 Kimutattam, hogy akácavarában a tölgy és fenyőavárból származó páncélosatka közösségeknek szignifikánsan lecsökken a fajszáma és abundanciája.

4.4 Kimutattam, hogy egyéves inkubációt követően fenyő- és tölgyavarába oltva az oribatida közösségek hasonlóbba válnak egymáshoz, mint akácavarába oltva.

## **IX. Köszönetnyilvánítás**

Köszönettel tartozom munkám létrejöveteléhez elsősorban Témavezetőim segítő munkájának. Sok segítséget kaptam az ELTE TTK Növényrendszertani, Ökológiai és Elméleti Biológiai Tanszék munkatársaitól és az MTA-ELTE-MTM Ökológiai Kutatócsoport munkatársaitól. Az oribatidák taxonómiai határozásához Dr Heinrich Schatz nyújtott elengedhetetlen segítséget, amelyért köszönettel tartozom neki. Továbbá köszönöm a Szent István Egyetem, Mezőgazdaság- és Környezettudományi Karának Talajtani és Agrokémiai Tanszékének a talajtani elemzések elvégzésének lehetőségét. Végül szeretném köszönetemet kinyilvánítani Dr Elek Zoltánnak és Dr Szövényi Gergelynek, akik értékes észrevételeikkel nagymértékben segítették a dolgozat jelenlegi formájának kialakítását.

## X. Összefoglaló

A közösségek összetételét befolyásoló tényezők meghatározása az ökológia alapvető kérdéskörébe tartozik. Két fontos szempontot érdemes figyelembe venni a mintázatképződésben: a földrajzi távolságot és a környezeti faktorokat. Tanulmányomban több térbeli és taxonómiai szinten, valamint prezencia-abszencia és abundancia adatsorokat felhasználva tanulmányoztam az oribatida közösségek globális, regionális és lokális mintázatát.

Elsőként a hét faunabirodalom oribatida listáit hasonlítottam össze három taxonómiai szinten hasonlósági indexekkel és a béta-diverzitás különböző komponenseivel. Faj szinten igen magas, család szinten alacsony volt a faunabirodalmak béta-diverzitása, mely között a génusz szint helyezkedett el. A beágyazottság és a taxonszám különbség figyelembevétele elősegítette a faunabirodalmak közti hasonlósági viszonyok értelmezését.

Különböző térbeli léptékeket génusz szinten prezencia-abszencia adatok segítségével vizsgáltam. A hasonlósági értékek a következő sorrendben csökkentek: mikrohabitatok, habitatok egy országon belül, végül habitatok különböző országokból, függetlenül a kontinenstől. A földrajzi távolság növekedése tehát béta-diverzitás növekedést idézett elő. A beágyazottság értéke azonban mikrohabitatok és habitatok között azonos maradt egy országon belül. Ezen érték csak akkor esett nagyobb mértékben, amikor már eltérő országok génusz listáit vetettem össze, ami a beágyazottság léptékfüggését mutatja.

A fentiekben alkalmazott génusz szintű prezencia-abszencia adatsorok képtelenek voltak kimutatni az élőhelyek és mikrohabitatok közötti különbséget az oribatida közösségekben. Amikor két taxonómiai szinten, abundancia és prezencia-abszencia adatsorokat felhasználva vizsgáltam a természetes és zavart élőhelyek páncélosatka közösségeit, a faj és génusz szintű eredmények közeli eredményeket mutattak. A mennyiségi adatok alapján megállapítottam, hogy a mezőgazdaság akkora változásokat idéz elő az oribatida közösségekben, mint ami fás és fátlan társulások közösségei között mérhető.

Végül mikrokozmosz kísérlettel megvizsgáltam mekkora szerepet játszik az avar minősége a páncélosatkák mintázatképződésében. Háromféle erdei avarból származó közösséget oltottam át azonos illetve eltérő avar típusba. A tölgy- és a fenyőavar kedvező volt mindhárom avarból származó páncélosatka közösség számára. Az akácavar azonban csak a hazai oribatidák számára volt kedvező, a másik két avarból származó közösségeknek nagymértékben lecsökkent az abundanciájuk és fajszaámuk akácban. Feltételezésem szerint az avar minőségén túl az avarban élő mikrobiótának jelentős mintázatképző szerepe van az oribatidák esetében.

A földrajzi távolság főleg a nagyobb térbeli szinteken, lokális szinten azonban a földrajzi távolság és a környezeti faktorok is fontos szerepet játszanak az oribatidák mintázatképzésében.

## **XI. Abstract**

Factors that influence the structure of ecological assemblages is one of the most important issues in community ecology. Two essential aspects must be taken into account in pattern formation: geographical distance and environmental factors. In my thesis, global, regional and local patterns of oribatid mite assemblages were studied at several taxonomic levels using presence/absence and abundance databases.

Oribatid fauna lists of the seven biogeographical realms were compared with each other at three taxonomic levels using the Jaccard and Simpson dissimilarity indices and beta diversity decomposition. Beta-diversity between biogeographical realms was the highest at the species level and the lowest at the family level with the genus level in between. The evaluation of nestedness and richness difference complementing similarity analyses revealed several features of biogeographic data and improved our understanding of inter-regional relationships.

In addition, different spatial scales were applied at genus level with presence-absence oribatid data. Similarity decreased in the following series: microhabitat, habitat within a country, habitat from different countries from the same or different continents. Therefore, increasing geographical distance increased beta diversity. However, nestedness values were similar among microhabitat and habitat lists within a given country and were lower among habitats from different countries indicating scale dependence of nestedness.

Oribatid genus lists were not adequate to reveal patterns among microhabitat and habitat types. Results at the species and genus level were very similar to each other for oribatid assemblages at two taxonomic levels using quantitative and qualitative datasets from natural and disturbed sites. Based on quantitative data, changes in oribatid assemblages caused by agricultural management are as serious as the difference between assemblages living in different habitat types.

The pattern generating role of litter type was investigated in a microcosm experiment. Oribatid assemblages from three types of litter were transferred into the same or different type of litter samples and changes were monitored. Oak and pine litter types were favourable for all the oribatid mite assemblages. However, black locust litter was favourable only for its native fauna but it was unfavourable for mites from pine and oak litter. Besides litter quality, microbial assemblages living in litter may affect assembly processes of oribatid mites.

At global spatial levels geographic distance and, at the regional and local spatial levels, geographical distance and environmental factors influence pattern formation of oribatid mite assemblages.

## XII. Irodalomjegyzék

- Anderson, J.M. (1975). The enigma of soil animal species diversity. In: Vanek, J., (szerk.), Progress in Soil Ecology, Proceedings of the Fifth International Colloquium of Soil Zoology, 1973, Academia, Prague, pp. 51-58.
- Anderson, J.M. (1978). Inter- and intra-habitat relationships between woodland Cryptostigmata species diversity and the diversity of soil and litter microhabitats. *Oecologia* 32, 341-348.
- Anderson, M.J., Crist, T.O., Chase, J.M., Vellend, M., Inouye, B.D., Freestone, A.L., Sanders, N.J., Cornell, H.V., Comita, L.S., Davies, K.F., Harrison, S.P., Kraft, N.J.B., Stegen, J.C., Swenson, N.G. (2011). Navigating the multiple meanings of  $\beta$  diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters* 14, 19-28.
- Aneja, M.K., Sharma, S., Fleischmann, F., Stich, S., Heller, W., Bahnweg, G., Schloter, M., (2006). Microbial colonization of beech and spruce litter—influence of decomposition site and plant litter species on the diversity of microbial community. *Microbial Ecology* 52, 127-135.
- Aoki, J. (1961). Observations on oribatid mite fauna in soils under two different vegetations. *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology* 5, 81-91.
- Arroyo, J., Iturrondobeitia, J.C., Rad, C., González-Carcedo, S. (2005). Oribatid mite (Acari) community structure in steppic habitats of Burgos Province, central northern Spain. *Journal of Natural History* 39, 3453-3470.
- Arroyo, J., Iturrondobeitia, J.C. (2006). Differences in the diversity of oribatid mite communities in forests and agrosystems lands. *European Journal of Soil Biology* 42, 259-269.
- Bagella, S., Filigheddu, R., Caria, M.C., Girlanda, M., Roggero, P.P. (2014). Contrasting land uses in Mediterranean agro-silvo-pastoral systems generated patchy diversity patterns of vascular plants and below-ground microorganisms. *Comptes Rendus Biologies* 337, 717-724.
- Balogh, J., Mahunka, S. (1983). The Soil Mites of the World: Vol. 1: Primitive Oribatids of the Palaearctic Region (Vol. 1). Elsevier.
- Balogh, P., Gergócs, V., Farkas, E., Farkas, P., Kocsis, M., Hufnagel, L. (2008). Oribatid assemblies of tropical high mountains on some points of the „Gondwana-bridge” – a case study. *Applied Ecology and Environmental Research* 6, 127-158.
- Balsamo, M., d'Hondt, J.L., Kisielewski, J., Pierboni, L. (2008). Global diversity of gastrotrichs (Gastrotricha) in fresh waters. *Hydrobiologia* 595, 85-91.

- Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19, 134-143.
- Baselga, A., Gómez-Rodríguez, C., Lobo, J.M. (2012). Historical legacies in world amphibian diversity revealed by the turnover and nestedness components of beta diversity. *PloS One* 7, e32341.
- Battigelli, J.P., Spence, J.R., Langor, D.W., Berch, S.M. (2004). Short-term impact of forest soil compaction and organic matter removal on soil mesofauna density and oribatid mite diversity. *Canadian Journal of Forest Research* 34, 1136-1149.
- Behan-Pelletier, V.M. (1999). Oribatid mite biodiversity in agroecosystems: role for bioindication. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 74, 411-423.
- Bedano, J.C., Ruf, A. (2010). Sensitivity of different taxonomic levels of soil Gamasina to land use and anthropogenic disturbances. *Agricultural and Forest Entomology* 12, 203-212.
- Belaoussoff, S., Kevan, P.G., Murphy, S., Swanton, C. (2003). Assessing tillage disturbance on assemblages of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) by using a range of ecological indices. *Biodiversity and Conservation* 12, 851-882.
- Berch, S.M., Battigelli, J.P., Hope, G.D. (2007). Responses of soil mesofauna communities and oribatid mite species to site preparation treatments in high-elevation cutblocks in southern British Columbia. *Pedobiologia* 51, 23-32.
- Bernini, F. (1979). Considerations on the biogeography and systematics of oribatid mites. In: Piffel E (szerk.) *Proceedings of the 4th International Congress of Acarology*. Saalfelden (Austria). Budapest: Akadémiai Kiadó.
- Borcard, D., Legendre, P., Drapeau, P. (1992). Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73, 1045-1055.
- Borcard, D., Legendre, P. (1994). Environmental control and spatial structure in ecological communities: an example using oribatid mites (Acari, Oribatei). *Environmental and Ecological Statistics* 1, 37-61.
- Büchs, W. (2003). Biodiversity and agri-environmental indicators—general scopes and skills with special reference to the habitat level. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 98, 35-78.
- Buée, M., Maurice, J.P., Zeller, B., Andrianarisoa, S., Ranger, J., Courtecuisse, R., Marçais, B., Le Tacon, F. (2011). Influence of tree species on richness and diversity of epigeous fungal communities in a French temperate forest stand. *Fungal Ecology* 4, 22-31.

- Cabra-García, J., Bermúdez-Rivas, C., Osorio, A.M., Chacón, P. (2012). Cross-taxon congruence of  $\alpha$  and  $\beta$  diversity among five leaf litter arthropod groups in Colombia. *Biodiversity and Conservation* 21, 1493-1508.
- Cabrero-Sañudo, F.J. (2012). Composition and distribution patterns of species at a global biogeographic region scale: Biogeography of Aphodiini dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) based on species geographic and taxonomic data. In: Stevens L. (szerk.) *Global advances in biogeography*. Rijeka: InTech. pp. 329-360.
- Caruso, T., Migliorini, M. (2006). Microarthropod communities under human disturbance: is taxonomic aggregation a valuable tool for detecting multivariate change? Evidence from Mediterranean soil oribatid coenoses. *Acta Oecologica* 30, 46-53.
- Caruso, T., Pigino, G., Bernini, F., Bargagli, R., Migliorini, M. (2008). The Berger–Parker index as an effective tool for monitoring the biodiversity of disturbed soils: a case study on Mediterranean oribatid (Acari: Oribatida) assemblages. In: *Biodiversity and Conservation in Europe*, Springer Netherlands, pp. 35-43.
- Caruso, T., Migliorini, M., Bucci, C., Bargagli, R. (2009). Spatial patterns and autocorrelation in the response of microarthropods to soil pollutants: The example of oribatid mites in an abandoned mining and smelting area. *Environmental Pollution* 157, 2939-2948.
- Caruso, T., Taormina, M., Migliorini, M. (2012). Relative role of deterministic and stochastic determinants of soil animal community: a spatially explicit analysis of oribatid mites. *Journal of Animal Ecology* 81, 214-221.
- Carvalho, J.C., Cardoso, P., Borges, P.A., Schmera, D., Podani, J. (2013). Measuring fractions of beta diversity and their relationships to nestedness: a theoretical and empirical comparison of novel approaches. *Oikos* 122, 825-834.
- Chakrabarti, D.K., Bhaduri, A.K. (1988). 6.8 A comparative account of the taxonomy and biogeography of the oribatid fauna (Acari) of the Gangetic West Bengal and the northeastern Himalaya, India. *Progress in Acarology* 1, 309-316.
- Cianciolo, J.M., Norton, R.A. (2006). The ecological distribution of reproductive mode in oribatid mites, as related to biological complexity. *Experimental and Applied Acarology* 40, 1-25.
- Coleman, D.C., Crossley, D.A. Jr (2004). *Fundamentals of soil ecology*. Academic Press, San Diego
- Corral-Hernández, E., Iturrondobeitia, J.C. (2012). Effects of cattle and industries on oribatid mite communities of grassland soil in the Basque Country (Spain). *International Journal of Acarology* 38, 217-229.

- Corral-Hernández, E., Maraun, M., Iturrondobeitia, J.C. (2015). Trophic structure of oribatid mite communities from six different oak forests (*Quercus robur*). *Soil Biology and Biochemistry* 83, 93-99.
- Coulson, S.J., Hodkinson, I.D., Webb, N.R. Harrison, J.A. (2002). Survival of terrestrial soil-dwelling arthropods on and in seawater: implications for trans-oceanic dispersal. *Functional Ecology* 16, 353-356.
- Cox, C.B., Moore, P.D. (1985). *Biogeography. An ecological and evolutionary approach*. Blackwell Scientific Publications.
- Cox, B. (2001). The biogeographic regions reconsidered. *Journal of Biogeography* 28, 511-523.
- Davies, B.E. (1974). Loss-on-ignition as an estimate of soil organic matter. *Soil Science Society of America Journal* 38, 150-151.
- Davis, A.L., Scholtz, C.H., Philips, T.K. (2002). Historical biogeography of scarabaeine dung beetles. *Journal of Biogeography* 29, 1217-1256.
- Déchêne, A.D., Buddle, C.M. (2009). Effects of experimental forest harvesting on oribatid mite biodiversity. *Forest Ecology and Management* 258, 1331-1341.
- Domes, K., Scheu, S., Maraun, M., (2007). Resources and sex: soil re-colonization by sexual and parthenogenetic oribatid mites. *Pedobiologia* 51, 1-11.
- Drake, J.M., Kramer, A.M. (2012). Mechanistic analogy: how microcosms explain nature. *Theoretical Ecology* 5, 433-444.
- Eissfeller, V., Langenbruch, C., Jacob, A., Maraun, M., Scheu, S. (2013). Tree identity surpasses tree diversity in affecting the community structure of oribatid mites (Oribatida) of deciduous temperate forests. *Soil Biology and Biochemistry* 63, 154-162.
- Erdmann, G., Scheu, S., Maraun, M. (2012). Regional factors rather than forest type drive the community structure of soil living oribatid mites (Acari, Oribatida). *Experimental and Applied Acarology* 57, 157-169.
- Faber, J.H., Creamer, R.E., Mulder, C., Römbke, J., Rutgers, M., Sousa, J.P., Stone, D., Griffiths, B.S. (2013). The practicalities and pitfalls of establishing a policy-relevant and cost-effective soil biological monitoring scheme. *Integrated Environmental Assessment and Management* 9, 276-284.
- Farská, J., Prejzková, K., Rusek, J. (2014). Management intensity affects traits of soil microarthropod community in montane spruce forest. *Applied Soil Ecology* 75, 71-79.



- Fischer, B.M., Schatz, H., Maraun, M. (2010). Community structure, trophic position and reproductive mode of soil and bark–living oribatid mites in an alpine grassland ecosystem. *Experimental and Applied Acarology* 52, 221-237.
- Fischer, B.M., Meyer, E., Maraun, M. (2014). Positive correlation of trophic level and proportion of sexual taxa of oribatid mites (Acari: Oribatida) in alpine soil systems. *Experimental and Applied Acarology* 63, 465-479.
- Foggi, B., Benesperi, R., Viciani, D., Giunti, M., Lastrucci, L. (2014). Long-term monitoring of an invasion process: the case of an isolated small wetland on a Mediterranean Island, second stage: toward a complete restoration. *Biologia* 69, 977-985.
- Gan, H. (2013). Oribatid mite communities in soil: structure, function and response to global environmental change (Doctoral dissertation, University of Michigan).
- Gaston, K.J., Davies, R.G., Orme, C.D.L., Olson, V.A., Thomas, G.H., Ding, T.S., Rasmussen, P.C., Lennon, J.J., Bennett, P.M., Owens, I.P.F., Blackburn, T.M. (2007). Spatial turnover in the global avifauna. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274, 1567-1574.
- Gergócs, V., Hufnagel, L. (2009). Application of oribatid mites as indicators. *Applied Ecology and Environmental Research* 7, 79-98.
- Gergócs, V. (2010). Cönológiai hasonlósági mintázatok indikációs ereje génuszsztű taxonlisták és gyakorisági eloszlások alapján. *Agrárinformatika* 1, 29-39.
- Gergócs, V., Garamvölgyi, Á., Hufnagel, L. (2010). Indication strength of coenological similarity patterns based on genus-level taxon lists. *Applied Ecology And Environmental Research* 9, 181-195.
- Gergócs, V., Hufnagel, L., Garamvölgyi, Á., Homoródi, R. (2011). Seasonal change of oribatid mite communities (Acari, Oribatida) in three different types of microhabitats in an oak forest. *Applied Ecology and Environmental Research* 9, 181-195.
- Gergócs, V. Hufnagel, L. (2011). Oribatid mites (Acari: Oribatida) in microcosms-A review. *Applied Ecology and Environmental Research* 9, 355-368.
- Gergócs, V., Homoródi, R., Hufnagel, L. (2012). Genus lists of oribatid mites – A unique perspective of climate change indication in research. In: *Biodiversity Conservation and Utilization in a Diverse World*. Edited by Gbolagade Akeem Lameed. InTech, Rijeka. pp. 175-208.
- Groc, S., Delabie, J.H., Longino, J.T., Orivel, J., Majer, J.D., Vasconcelos, H.L., Dejean, A. (2010). A new method based on taxonomic sufficiency to simplify studies on Neotropical ant assemblages. *Biological Conservation* 143, 2832-2839.

- Gulvik, M. (2007). Mites (Acari) as indicators of soil biodiversity and land use monitoring: a review. *Polish Journal of Ecology* 55, 415-440.
- Hammer, M. (1958). Investigations on the oribatid fauna of the Andes Mountains. I. The Argentine and Bolivia. *Biologiske Skrifter udgivet af Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab* 10, 1-129.
- Hammer, M. (1961). Investigations on the oribatid fauna of the Andes Mountains. II. Peru. *Biologiske Skrifter udgivet af Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab* 13(1), 1-157.
- Hammer, M. (1962). Investigations on the oribatid fauna of the Andes Mountains. III. Chile. *Biologiske Skrifter udgivet af Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab* 13(2), 1-97.
- Hammer, M. (1966). Investigations on the Oribatid Fauna of New Zealand, Part 1. *Biologiske Skrifter udgivet af Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab* 15, 5-108.
- Hammer, M., Wallwork, J.A. (1979). A review of the world distribution of oribatid mites (Acari: Cryptostigmata) in relation to continental drift. *Biologiske Skrifter udgivet af Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab* 22, 1-31.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4, 9pp., [http://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm)
- Hansen, R.A., Coleman, D.C. (1998). Litter complexity and composition are determinants of the diversity and species composition of oribatid mites (Acari: Oribatida) in litterbags. *Applied Soil Ecology* 9, 17-23.
- Hansen, R.A. (2000). Effects of habitat complexity and composition on a diverse litter microarthropod assemblage. *Ecology* 81, 1120-1132.
- Heethoff, M. (2004). Genetic diversity and evolutionary age of parthenogenetic oribatid mites (Acari: Oribatida) (Doctoral dissertation, TU Darmstadt).
- Hedenäs, L. (2007). Global diversity patterns among pleurocarpous mosses. *The Bryologist* 110, 319-331.
- Heidemann, K., Scheu, S., Ruess, L., Maraun, M. (2011). Molecular detection of nematode predation and scavenging in oribatid mites: laboratory and field experiments. *Soil Biology and Biochemistry* 43, 2229-2236.
- Heidemann, K., Ruess, L., Scheu, S., Maraun, M. (2014). Nematode consumption by mite communities varies in different forest microhabitats as indicated by molecular gut content analysis. *Experimental and Applied Acarology* 64, 49-60.

- Horwood, J.A., Butt, K.R. (2000). Changes within oribatid mite communities associated with Scots pine regeneration. *Web Ecology* 1, 76-81.
- Huhta, V., Rätty, M., Ahlroth, P., Hänninen, S.M., Mattila, J., Penttinen, R., Rintala, T. (2005). Soil fauna of deciduous forests as compared with spruce forests in central Finland. *Memoranda Societatis pro. Fauna et Flora Fennica* 81, 52-70.
- Huhta, V. (2007). The role of soil fauna in ecosystems: a historical review. *Pedobiologia* 50, 489-495.
- Huhta, V., Penttinen, R., Pitkänen, E. (2012). Cultural factors in the distribution of soil mites in Finland. *Memoranda Societatis pro Fauna et Flora Fennica* 88, 13-18.
- Hutchinson, G.E. (1957). Concluding remarks. *Cold spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22, 415-427.
- Ibarra, E.L., Wallwork, J.A., Rodriguez, J.G. (1965). Ecological studies of mites found in sheep and cattle pastures. I. Distribution patterns of oribatid mites. *Annals of the Entomological Society of America* 58, 153-159.
- Irmeler, U. (2006). Climatic and litter fall effects on collembolan and oribatid mite species and communities in a beech wood based on a 7 years investigation. *European Journal of Soil Biology* 42, 51-62.
- Izsák, J. (1996). Sensitivity profiles of diversity indices. *Biometrical Journal* 38, 921-930.
- Jiménez-Valverde, A., Baselga, A., Melic, A., Txasko, N. (2010). Climate and regional beta-diversity gradients in spiders: dispersal capacity has nothing to say? *Insect Conservation and Diversity* 3, 51-60.
- Jones Jr., B.J. (2001). *Laboratory Guide for Conducting Soil Tests and Plant Analysis*. CRC Press, Boca Raton, FL, USA.
- Kalkman, V.J., Clausnitzer, V., Dijkstra, K.D.B., Orr, A.G., Paulson, D.R., van Tol, J. (2008). Global diversity of dragonflies (Odonata) in freshwater. *Hydrobiologia* 595, 351-363.
- Kallimanis, A.S., Argyropoulou, M.D., Sgardelis, S.P. (2002). Two scale patterns of spatial distribution of oribatid mites (Acari, Cryptostigmata) in a Greek mountain. *Pedobiologia* 46, 513-525.
- Kämpf, C., Brückner, A., Kandeler, E. (2001). Use of enclosed model ecosystems in soil ecology: a bias towards laboratory research. *Soil Biology and Biochemistry* 33, 269-275.
- Kaneko, N., Takeda, H. (1984). A preliminary study on oribatid mite communities in the cool temperate forest soils developed on a slope. *Bulletin of the Kyoto University* 56, 1-10.

- Kaneko, N. (1995). Community organization of oribatid mites in various forest soils. In: Edwards, C.A., Abe, T., Striganova, B.R. (szerk.) *Structure and Function of Soil Communities* Kyoto University Press, Kyoto, Japan pp. 21-33.
- Kaneko, N., Salamanca, E.F. (1999). Mixed leaf litter effects on decomposition rates and soil microarthropod communities in an oak–pine stand in Japan. *Ecological Research* 14, 131-138.
- Kaneko, N., Sugawara, Y., Miyamoto, T., Hasegawa, M., Hiura, T. (2005). Oribatid mite community structure and tree species diversity: A link? *Pedobiologia* 49, 521-528.
- Karasawa, S., Hijii, N. (2004). Effects of microhabitat diversity and geographical isolation on oribatid mite (Acari: Oribatida) communities in mangrove forests. *Pedobiologia* 48, 245-255.
- Keil, P., Schweiger, O., Kühn, I., Kunin, W.E., Kuussaari, M., Settele, J., Henle, K., Brotons, L., Pe'er, G., Lengyel, Sz., Moustakas, A., Steinicke, H., Storch, D. (2012). Patterns of beta diversity in Europe: the role of climate, land cover and distance across scales. *Journal of Biogeography* 39, 1473-1486.
- Kimberling, D.N., Karr, J.R., Fore, L.S. (2001). Measuring human disturbance using terrestrial invertebrates in the shrub–steppe of eastern Washington (USA). *Ecological Indicators* 1, 63-81.
- Kindt, R., Van Damme, P., Simons, A.J. (2006). Tree diversity in western Kenya: using profiles to characterise richness and evenness. *Biodiversity and Conservation* 15, 1253-1270.
- Kougioumoutzis, K., Simaiakis, S.M., Tiniako, A. (2014). Network biogeographical analysis of the central Aegean archipelago. *Journal of Biogeography* 41, 1848-1858.
- Koukol, O., Mourek, J., Janovský, Z., Černá, K. (2009). Do oribatid mites (Acari: Oribatida) show a higher preference for ubiquitous vs. specialized saprotrophic fungi from pine litter? *Soil Biology and Biochemistry* 41, 1124-1131.
- Kreft, H., Jetz, W. (2010). A framework for delineating biogeographical regions based on species distributions. *Journal of Biogeography* 37, 2029-2053.
- Krivolutsky, D.A., Lebedeva, N.V. (2004). Oribatid Mites (Oribatei, Acariformes) In Bird Feathers: Non-Passerines. *Acta Zoologica Lituanica* 14, 26-47.
- Lamb, E.G., Bayne, E., Holloway, G., Schieck, J., Boutin, S., Herbers, J., Haughland, D.L. (2009). Indices for monitoring biodiversity change: Are some more effective than others? *Ecological Indicators* 9, 432-444.
- Lebrun, P., van Straalen, N.M. (1995). Oribatid mites: prospects for their use in ecotoxicology. *Experimental and Applied Acarology* 19, 361-379.

- Lehmitz, R., Russell, D., Hohberg, K., Christian, A., Xylander, W.E.R. (2011). Wind dispersal of oribatid mites as a mode of migration. *Pedobiologia* 54, 201-207.
- Lehmitz, R. (2014). The oribatid mite community of a German peatland in 1987 and 2012: effects of anthropogenic desiccation and afforestation. *Soil Organisms* 86, 131-145.
- Lennon, J.J., Koleff, P., Greenwood, J.J.D., Gaston, K.J. (2001). The geographical structure of British bird distributions: diversity, spatial turnover and scale. *Journal of Animal Ecology* 70, 966-979.
- Lenoir, L., Persson, T., Bengtsson, J., Wallander, H., Wiren, A. (2007). Bottom-up or top-down control in forest soil microcosms? Effects of soil fauna on fungal biomass and C/N mineralisation. *Biology and Fertility of Soils* 43, 281-294.
- Leprieur, F., Tedesco, P.A., Hugueny, B., Beauchard, O., Dürr, H. H., Brosse, S., Oberdorff, T. (2011). Partitioning global patterns of freshwater fish beta diversity reveals contrasting signatures of past climate changes. *Ecology Letters* 14, 325-334.
- Lienhard, A., Schäffer, S., Krisper, G., Sturmbauer, C. (2014). Reverse evolution and cryptic diversity in putative sister families of the Oribatida (Acari). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 52, 86-93.
- Liiri, M., Setälä, H., Haimi, J., Pennanen, T., Fritze, H. (2002). Relationship between soil microarthropod species diversity and plant growth does not change when the system is disturbed. *Oikos* 96, 137-149.
- Lindberg, N., Persson, T. (2004). Effects of long-term nutrient fertilisation and irrigation on the microarthropod community in a boreal Norway spruce stand. *Forest Ecology and Management* 188, 125-135.
- Lindo, Z., Visser, S. (2004). Forest floor microarthropod abundance and oribatid mite (Acari: Oribatida) composition following partial and clear-cut harvesting in the mixedwood boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research* 34, 998-1006.
- Lindo, Z., Winchester, N.N. (2008). Scale dependent diversity patterns in arboreal and terrestrial oribatid mite (Acari: Oribatida) communities. *Ecography* 31, 53-60.
- Lindo, Z., Winchester, N.N. (2009). Spatial and environmental factors contributing to patterns in arboreal and terrestrial oribatid mite diversity across spatial scales. *Oecologia* 160, 817-825.
- Lóšková, J., Luptáček, P., Miklisová, D., Kováč, Ľ. (2013). Community structure of soil oribatida (Acari) two years after windthrow in the high Tatra mountains. *Biologia* 68, 932-940.

- Ľuptáček, P., Miklisová, D. (2002). Soil Oribatida (Acarina) communities across a land depression in an arable field. In: Tajovský, K., Balík, V., Pižl, V. (szerk.) Studies on Soil Fauna in Central Europe, České Budějovice pp. 113-118.
- Ľuptáček, P., Miklisová, D., Kováč, Ľ. (2012). Diversity and community structure of soil Oribatida (Acari) in an arable field with alluvial soils. *European Journal of Soil Biology* 50, 97-105.
- Luxton, M. (1967). The ecology of saltmarsh Acarina. *The Journal of Animal Ecology* 36, 257-277.
- Luxton, M. (1972). Studies of the oribatid mites of a Danish beech wood soil. I. Nutritional biology. *Pedobiologia* 12, 434-463.
- Nascimbene, J., Lazzaro, L., Benesperi, R. (2015). Patterns of  $\beta$ -diversity and similarity reveal biotic homogenization of epiphytic lichen communities associated with the spread of black locust forests. *Fungal Ecology* 14, 1-7.
- Mahunka, S. (2007). Oribatids from the Carpathian Basin with zoogeographical and taxonomical notes (Acari, Oribatida) II. *Opuscula Zoologica Budapest* 36, 57-68.
- Malard, F., Boutin, C., Camacho, A.I., Ferreira, D., Michel, G., Sket, B., Stoch, F. (2009). Diversity patterns of stygobiotic crustaceans across multiple spatial scales in Europe. *Freshwater Biology* 54, 756-776.
- Maraun, M., Migge, S., Schaefer, M., Scheu, S. (1998). Selection of microfungi food by six oribatid mite species (Oribatida, Acari) from two different beech forests. *Pedobiologia* 42, 232-240.
- Maraun, M., Scheu, S. (2000). The structure of oribatid mite communities (Acari, Oribatida): patterns, mechanisms and implications for future research. *Ecography* 23, 374-382.
- Maraun, M., Schatz, H., Scheu, S. (2007). Awesome or ordinary? Global diversity patterns of oribatid mites. *Ecography* 30, 209-216.
- Maaß, S., Maraun, M., Scheu, S., Rillig, M.C., Caruso, T. (2015). Environmental filtering vs. resource-based niche partitioning in diverse soil animal assemblages. *Soil Biology and Biochemistry* 85, 145-152.
- Matějka, K., Starý, J. (2009). Differences in top-soil features between beech-mixture and Norway spruce forests of the Šumava Mts. *Journal of Forest Science* 55, 540-555.
- May, R.M. (1988). How many species are there on earth? *Science(Washington)* 241, 1441-1449.
- McGeoch, M.A. (1998). The selection, testing and application of terrestrial insects as bioindicators. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 73, 181-201.

- McKnight, M.W., White, P.S., McDonald, R.I., Lamoreux, J.F., Sechrest, W., Ridgely, R.S., Stuart, S.N. (2007). Putting beta-diversity on the map: broad-scale congruence and coincidence in the extremes. *PLoS Biology* 5, e272.
- Migge, S., Maraun, M., Scheu, S., Schaefer, M. (1998). The oribatid mite community (Acarina) of pure and mixed stands of beech (*Fagus sylvatica*) and spruce (*Picea abies*) of different age. *Applied Soil Ecology* 9, 115-121.
- Migliorini, M., Petrioli, A., Bernini, F. (2002). Comparative analysis of two edaphic zoocoenoses (Oribatid mites and Carabid beetles) in five habitats of the 'Pietraporciana' and 'Lucciolabella' Nature Reserves (Orcia Valley, central Italy). *Acta Oecologica* 23, 361-374.
- Migliorini, M., Pigino, G., Caruso, T., Fanciulli, P.P., Leonzio, C., Bernini, F. (2005). Soil communities (Acari Oribatida; Hexapoda Collembola) in a clay pigeon shooting range. *Pedobiologia* 49, 1-13.
- Miko, L. (1993). Effects of poplar windbreaks on soil arthropod communities in heavy soil agroecosystems of east Slovakia. 2. Oribatid communities (Acarina, Oribatida). *Ekologia (Bratislava) / Ecology (Bratislava)* 12, 163-178.
- Miko, L., Mourek, J. (2008). Taxonomy of European Damaeidae (Acari: Oribatida). I. *Kunstitidamaeus* Miko, 2006 with comments on *Damaeus* sensu lato. *Zootaxa* 1820, 1-26.
- Minor, M.A., Cianciolo, J.M. (2007). Diversity of soil mites (Acari: Oribatida, Mesostigmata) along a gradient of land use in New York. *Applied Soil Ecology* 35, 140-153.
- Minor, M.A. (2011). Spatial patterns and local diversity in soil oribatid mites (Acari: Oribatida) in three pine plantation forests. *European Journal of Ecology* 47, 122-128.
- Mumladze, L., Murvanidze, M., Maraun, M., Salakaia, M. (2015). Oribatid mite communities along an elevational gradient in Sairme gorge (Caucasus). *Experimental and Applied Acarology* 66, 41-51.
- Murvanidze, M., Mumladze, L., Arabuli, T., Kvavadze, E. (2013). Oribatid mite colonization of sand and manganese tailing sites. *Acarologia* 53, 203-215.
- Nahmani, J., Lavelle, P., Rossi, J.P. (2006). Does changing the taxonomical resolution alter the value of soil macroinvertebrates as bioindicators of metal pollution? *Soil Biology and Biochemistry* 38, 385-396.
- Nascimbene, J., Lazzaro, L., Benesperi, R. (2015). Patterns of  $\beta$ -diversity and similarity reveal biotic homogenization of epiphytic lichen communities associated with the spread of black locust forests. *Fungal Ecology* 14, 1-7.

- Nielsen, U.N., Osler, G.H.R., Campbell, C.D., Burslem, D.F.R.P., van der Wal, R. (2010a). The influence of vegetation type, soil properties and precipitation on the composition of soil mite and microbial communities at the landscape scale. *Journal of Biogeography* 37, 1317-1328.
- Nielsen, U.N., Osler, G.H., Campbell, C.D., Neilson, R., Burslem, D.F., Van der Wal, R. (2010b). The enigma of soil animal species diversity revisited: the role of small-scale heterogeneity. *PLoS One* 5, e11567.
- Noda, T. (2004). Spatial hierarchical approach in community ecology: a way beyond high context-dependency and low predictability in local phenomena. *Population Ecology* 46, 105-117.
- Norton, R.A., Bonamo, P.M., Grierson, J.D., Shear, W.A. (1988). Oribatid mite fossils from a terrestrial Devonian deposit near Gilboa, New York. *Journal of Paleontology* 62, 259-269.
- Norton, R.A., Palmer, S.C. (1991). The distribution, mechanisms and evolutionary significance of parthenogenesis in oribatid mites. In *The Acari*, Springer Netherlands pp. 107-136.
- Noti, M.L., André, H.M., Dufrêne, M. (1997). Soil oribatid mite communities (Acari: Oribatida) from high Shaba (Zaire) in relation to vegetation. *Applied Soil Ecology* 5, 81-96.
- Noti, M.I., André, H.M., Ducarme, X., Lebrun, P. (2003). Diversity of soil oribatid mites (Acari: Oribatida) from High Katanga (Democratic Republic of Congo): a multiscale and multifactor approach. *Biodiversity and Conservation* 12, 767-785.
- Ojala, R., Huhta, V. (2001). Dispersal of microarthropods in forest soil. *Pedobiologia* 45, 443-450.
- Osler, G.H., Beattie, A.J. (1999). Taxonomic and structural similarities in soil oribatid communities. *Ecography* 22, 567-574.
- Osler, G.H., Murphy, D.V. (2005). Oribatid mite species richness and soil organic matter fractions in agricultural and native vegetation soils in Western Australia. *Applied Soil Ecology* 29, 93-98.
- Osler, G.H., Cole, L., Keith, A.M. (2006). Changes in oribatid mite community structure associated with the succession from heather (*Calluna vulgaris*) moorland to birch (*Betula pubescens*) woodland. *Pedobiologia* 50, 323-330.
- Paoletti, M.G., Bressan, M., Edwards, C.A. (1996). Soil invertebrates as bioindicators of human disturbance. *Critical Reviews in Plant Sciences* 15, 21-62.
- Parisi, V., Menta, C., Gardi, C., Jacomini, C., Mozzanica, E. (2005). Microarthropod communities as a tool to assess soil quality and biodiversity: a new approach in Italy. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 105, 323-333.
- Podani J. (2001). SYN-TAX 2000 user's manual. Budapest: Scientia Kiadó.



- Podani, J., Schmera, D. (2011). A new conceptual and methodological framework for exploring and explaining pattern in presence–absence data. *Oikos* 120, 1625-1638.
- Procheş, Ş., Marshall, D.J. (2001). Global distribution patterns of non-halacarid marine intertidal mites: implications for their origins in marine habitats. *Journal of Biogeography* 28, 47-58.
- Procheş, Ş., Ramdhani, S. (2012). The world's zoogeographical regions confirmed by cross-taxon analyses. *Bioscience* 62, 260-270.
- Procheş, Ş. (2005). The world's biogeographical regions: cluster analyses based on bat distributions. *Journal of Biogeography* 32, 607-614.
- Rédei, D., Gaál, M., Hufnagel, L. (2003). Spatial and temporal patterns of true bug assemblages extracted with Berlese funnels (Data to the knowledge on the ground–living Heteroptera of Hungary, № 2). *Applied Ecology and Environmental Research* 1, 115-142.
- Reiczigel, J., Harnos, A., Solymosi, N. (2007). *Biostatisztika nem statisztikusoknak*. Pars Kiadó, Nagykovácsi, Hungary.
- Qian, H., Ricklefs, R.E. (2007). A latitudinal gradient in large-scale beta diversity for vascular plants in North America. *Ecology Letters* 10, 737-744.
- Qian, H. (2009). Global comparisons of beta diversity among mammals, birds, reptiles, and amphibians across spatial scales and taxonomic ranks. *Journal of Systematics and Evolution* 47, 509-514.
- R Core Team (2014). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for statistical computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>
- Remén, C., Persson, T., Finlay, R., Ahlström, K. (2008). Responses of oribatid mites to tree girdling and nutrient addition in boreal coniferous forests. *Soil Biology and Biochemistry* 40, 2881-2890.
- Schatz, H. (1979): *Ökologische Untersuchungen an Wirbellosen des zentralalpinen Hochgebirges (Obergurgl, Tirol). II. Phänologie und Zönotik von Oribatiden (Acari)*. Veröffentlichungen der Universität Innsbruck 117, 15-120.
- Schatz, H. (1983). *Catalogus Faunae Austriae, Teil IXi: U. Ordn.: Oribatei, Hornmilben*.
- Schatz, H. (2002). Die Oribatidenliteratur und die beschriebenen Oribatidenarten (1758- 2001) – Eine Analyse. *Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Görlitz* 74, 37-45.
- Schatz, H. (2004). Diversity and global distribution of oribatid mites (Acari, Oribatida)–evaluation of the present state of knowledge. *Phytophaga* 14, 485-500.
- Schatz, H., Behan-Pelletier, V. (2008). Global diversity of oribatids (Oribatida: Acari: Arachnida). *Hydrobiologia* 595, 323-328.

- Scheu, S., Schulz, E. (1996). Secondary succession, soil formation and development of a diverse community of oribatids and saprophagous soil macro-invertebrates. *Biodiversity and Conservation* 5, 235-250.
- Scheu, S., Drossel, B. (2007). Sexual reproduction prevails in a world of structured resources in short supply. *Proceeding of the Royal Society of London Biological Sciences* 274, 1225-1231.
- Schiaparelli, S., Ghiglione, C., Alvaro, M.C., Griffiths, H.J., Linse, K. (2014). Diversity, abundance and composition in macrofaunal molluscs from the Ross Sea (Antarctica): results of fine-mesh sampling along a latitudinal gradient. *Polar Biology* 37, 859–877.
- Schlatte, G., Kampichler, C., Kandeler, E. (1998). Do soil microarthropods influence microbial biomass and activity in spruceforest litter? *Pedobiologia* 42, 205-214.
- Schneider, K., Migge, S., Norton, R.A., Scheu, S., Langel, R., Reineking, A., Maraun, M. (2004). Trophic niche differentiation in soil microarthropods (Oribatida, Acari): evidence from stable isotope ratios ( $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ). *Soil Biology and Biochemistry* 36, 1769-1774.
- Schneider, K., Renker, C., Maraun, M. (2005). Oribatid mite (Acari, Oribatida) feeding on ectomycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* 16, 67-72.
- Schneider, K., Maraun, M. (2009). Top-down control of soil microarthropods—evidence from a laboratory experiment. *Soil Biology and Biochemistry* 41, 170-175.
- Segers, H. (2008). Global diversity of rotifers (Rotifera) in freshwater. *Hydrobiologia* 595, 49-59.
- Setälä, H. (2002). Sensitivity of ecosystem functioning to changes in trophic structure, functional group composition and species diversity in belowground food webs. *Ecological Research* 17, 207-215.
- Siira-Pietikäinen, A., Penttinen, R., Huhta, V. (2008). Oribatid mites (Acari: Oribatida) in boreal forest floor and decaying wood. *Pedobiologia* 52, 111-118.
- Skubala, P., Gulvik, M. (2005). Pioneer oribatid mite communities (Acari, Oribatida) in newly exposed natural (glacier foreland) and anthropogenic (post-industrial dump) habitats. *Polish Journal of Ecology* 53, 395-407.
- Skubała, P., Zaleski, T. (2012). Heavy metal sensitivity and bioconcentration in oribatid mites (Acari, Oribatida): Gradient study in meadow ecosystems. *Science of the Total Environment* 414, 364-372.
- Skubała, P. (2012). Invasive giant knotweed (*Fallopia sachalinensis*) alters the composition of oribatid mite communities. *Biological Letters* 49, 143-155.
- Soininen, J., McDonald, R., Hillebrand, H. (2007). The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography* 30, 3-12.

- Stary, J., Block, W. (1998). Distribution and biogeography of oribatid mites (Acari: Oribatida) in Antarctica, the sub-Antarctic islands and nearby land areas. *Journal of Natural History* 32, 861-894.
- St John, M.G., Orwin, K.H., Dickie, I.A. (2011). No 'home' versus 'away' effects of decomposition found in a grassland–forest reciprocal litter transplant study. *Soil Biology and Biochemistry* 43, 1482-1489.
- Subias, L.S. (2015). Listado sistématico, sinonímico y biogeográfico de los acaros oribátidos (Acariformes: Oribatida) del mundo (excepto fósiles). (Originally published in *Graellsia*, 60 (número extraordinario): 3-305 (2004), actualized pdf in March 2015, 587 pp., online capture)
- Sylvain, Z.A., Buddle, C.M. (2010). Effects of forest stand type on oribatid mite (Acari: Oribatida) assemblages in a southwestern Quebec forest. *Pedobiologia* 53, 321-325.
- Svenning, J.C., Fløjgaard, C., Baselga, A. (2011). Climate, history and neutrality as drivers of mammal beta diversity in Europe: insights from multiscale deconstruction. *Journal of Animal Ecology* 80, 393-402.
- Taylor, A.R., Wolters, V. (2005). Responses of oribatid mite communities to summer drought: The influence of litter type and quality. *Soil Biology and Biochemistry* 37, 2117-2130.
- Taylor, A.R., Pflug, A., Schröter, D., Wolters, V. (2010) Impact of microarthropod biomass on the composition of the soil fauna community and ecosystem processes. *European Journal of Soil Biology* 46, 80-86.
- van Straalen, N.M. (1998). Evaluation of bioindicator systems derived from soil arthropod communities. *Applied Soil Ecology* 9, 429-437.
- Vasiliu, N. Mihăilescu, A. (1989). Oribatide (Acarina, Oribatida) bioindicatori ai poluării solurilor forestiere cu metale grele, dioxid de sulf și negru de fum (Oribatid mites (Acarina, Oribatida) - bioindicators of the forest soil pollution with heavy metals, sulphur dioxide, and carbon black). *Annual ICPA* 50, 287-301.
- Vieira, L.C., Oliveira, N.G., Brewster, C.C., Gayubo, S.F. (2012). Using higher taxa as surrogates of species-level data in three Portuguese protected areas: a case study on Spheciformes (Hymenoptera). *Biodiversity and Conservation* 21, 3467-3486.
- Watt, A.S. (1947). Pattern and process in the plant community. *The Journal of Ecology* 35, 1-22.
- Weigmann, G. (2006). Oribatid mites (Acari, Oribatida). *Acari, Actinochaetida Hornmilben (Oribatida)*. Keltern: Goecke & Evers.

- Weis-Fogh, T. (1948). Ecological Investigations on Mites and Collembles in the Soil: Appendix: Description of Some New Mites (Acari). *Natura Jutlandica* 1, 135-270.
- Wissuwa, J., Salamon, J.A., Frank, T. (2013). Oribatida (Acari) in grassy arable fallows are more affected by soil properties than habitat age and plant species. *European Journal of Soil Biology* 59, 8-14.
- Whittaker RH. (1960). Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 30, 279-338.
- Zaitsev, A.S., Krivolutskij, D.A. (1999). Responses of oribatid mite communities to the impact of a metallurgical plant in the Netherlands (Ijmuiden). in: Butovsky RO, Van Straalen NM (szerk.) *Pollution-induced changes in soil invertebrate food-webs*. Vrije Universiteit, Amsterdam, pp. 43-50.
- Zaitsev, A.S., van Straalen, N.M. (2001). Species diversity and metal accumulation in oribatid mites (Acari, Oribatida) of forests affected by a metallurgical plant. *Pedobiologia* 45, 467-479.
- Zaitsev, A.S., Chauvat, M., Pflug, A., Wolters, V. (2002). Oribatid mite diversity and community dynamics in a spruce chronosequence. *Soil Biology and Biochemistry* 34, 1919-1927.
- Zaitsev, A.S., Wolters, V. (2006). Geographic determinants of oribatid mite communities structure and diversity across Europe: a longitudinal perspective. *European Journal of Soil Biology* 42, 358-361.
- Zaitsev, A.S., Wolters, V., Waldhardt, R., Dauber, J. (2006). Long-term succession of oribatid mites after conversion of croplands to grasslands. *Applied Soil Ecology* 34, 230-239.
- Zaitsev, A.S., Chauvat, M., Wolters, V. (2014). Spruce forest conversion to a mixed beech-coniferous stand modifies oribatid community structure. *Applied Soil Ecology* 76, 60-67.
- Zhao, J., Shao, Y., Wang, X., Neher, D.A., Xu, G., Li, Z. A., Fu, S. (2013). Sentinel soil invertebrate taxa as bioindicators for forest management practices. *Ecological Indicators* 24, 236-239.

## I. Függelék

A 2. részben felhasznált adatok forrásai és származási országai kategóriánként.

Források	származási ország	Források	összehasonlított országok
<b>Alminta</b>		<b>Hasonló és eltérő élőhely (eltérő ország)</b>	
saját nem publikált adatok	Magyarország	Balogh János nem publikált munkái	Ausztrália Új-Guinea
<b>Hasonló és eltérő mikrohabitat</b>			Ecuador* Costa Rica
Balogh és mtsai. 2008	Brazília	Balogh és mtsai. 2008	Brazília* Costa Rica
	Costa Rica	<b>Hasonló élőhely (eltérő kontinens)</b>	
	Új-Guinea	Balogh és mtsai. 2008	Új-Guinea Brazília
saját nem publikált adatok	Magyarország		Új-Guinea Costa Rica
<b>Hasonló élőhely</b>		Balogh János nem publikált munkái	Sri Lanka Ausztrália
Hammer 1958	Argentína		Sri Lanka Új-Guinea
	Bolívia		Sri Lanka Costa Rica
Hammer, 1961	Peru		Sri Lanka Ecuador
Hammer, 1962	Chile	<b>Eltérő élőhely (eltérő kontinens)</b>	
Hammer, 1966	Új-Zéland	Balogh és mtsai. 2008	Új-Guinea Brazília
Balogh J. nem publikált adatai	Új-Guinea		Új-Guinea Costa Rica
	Ecuador	Balogh János nem publikált munkái	Sri Lanka Ausztrália
saját nem publikált gyűjtés	Magyarország		Sri Lanka Új-Guinea
<b>Eltérő élőhely</b>			Sri Lanka Costa Rica
Migliorini és mtsai. 2002	Olaszország		Sri Lanka Ecuador
Skubala és Gulvik, 2005	Norvégia	Hammer, 1962 és 1966**	Új-Zéland Chile
Osler és Murphy, 2005	Ausztrália		
Osler és mtsai. 2006	Nagy-Britannia		
Arroyo és Iturrondobeitia, 2006	Spanyolország		
Balogh J. nem publikált munkái	Ausztrália		
Hammer 1958	Argentína		
Hammer, 1961	Peru		
Hammer, 1962	Chile		
Hammer, 1966	Új-Zéland		
saját nem publikált gyűjtés	Magyarország		
	Kongói Dem. Közt.		
Noti és mtsai. 1997	Új-Guinea		
Balogh J. nem publikált munkái	Ecuador		
	Costa Rica		
Balogh és mtsai. 2008	Brazília		
	Ausztrália		
Hufnagel L. nem publikált adatai			

\* Közép-Amerikát Dél-Amerikával egy kontinensnek vettem  
 \*\* Az argentin, bolíviai és perui magashegységi élőhelyeket nem vettem bele, mert a tengerszint feletti magasság módosíthatja az eredményeket.

## II/A Függelék

A gyakori fajok szaporodási és táplálkozási módja. Néhány fajnál megállapítottam a nőstény egyedek arányát (átlag  $\pm$  SD, n.a. = nincs adat.). \*A táplálkozási módot család szintű eredményből becsültem meg.

'Gyakori' fajok	szap. mód	Forrás	nőstény arány	Táplálkozás	Forrás
<i>Berniniella bicarinata</i>	ivaros	nincs irodalom	0.59 $\pm$ 0.19	mindenevő?	* Farska és mtsai 2014 (Schneider és mtsai 2004)
<i>Brachychthonius impressus</i>	ivartalan	Farska és mtsai 2014	n.a.	gombaevő	Farska és mtsai 2014 (Luxton 1972)
<i>Ceratozetes gracilis</i>	ivaros	Mumladze és mtsai 2015	0.58 $\pm$ 0.14	gombaevő	Skubala 2012
<i>Chamobates pusillus</i>	ivaros	Skubala 2012	n.a.	gombaevő?	* Farska és mtsai 2014 (Schneider és mtsai 2004)
<i>Cultroribula bicultrata</i>	ivartalan	Cianciolo és Norton 2006	n.a.	ismeretlen	nincs irodalom
<i>Dissorhina ornata</i>	ivaros	Farska és mtsai 2014	0.52 $\pm$ 0.14	mindenevő	Farska és mtsai 2014 (Schneider és mtsai 2004)
<i>Eniochthonoius minutissimus</i>	ivartalan	Cianciolo és Norton 2006	n.a.	gombaevő	Schneider és mtsai 2004
<i>Eupelops tardus</i>	ivaros?	Domes és mtsai 2007	n.a.	gombaevő	Schatz 1979
<i>Fosseremus laciniatus</i>	ivartalan	Fischer és mtsai 2010	n.a.	ismeretlen	nincs irodalom
<i>Gymnodamaeus bicostatus</i>	ivaros	Cianciolo és Norton 2006	n.a.	gombaevő	Schatz 1983
<i>Liochthonius brevis</i>	ivartalan	Cianciolo és Norton 2006	n.a.	mindenevő	Farska és mtsai 2014 (Luxton 1972)
<i>Liochthonius horridus</i>	ivartalan?	nincs irodalom	n.a.	mindenevő	Farska és mtsai 2014 (Luxton 1972)
<i>Metabelba papillipes</i>	ivaros	Mumladze és mtsai 2015	n.a.	gombaevő?	* Farska és mtsai 2014 (Schneider és mtsai 2004)
<i>Metabelba pulverosa</i>	ivaros	Heethoff 2004	n.a.	gombaevő	Farska és mtsai 2014 (Schneider és mtsai 2004)
<i>Microppia minus</i>	ivartalan	Domes és mtsai 2007	n.a.	mindenevő?	* Schneider és mtsai 2004
<i>Oppiella nova</i>	ivartalan	Skubala 2012	n.a.	mindenevő?	* Schneider és mtsai 2004
<i>Oribatula tibialis</i>	ivaros	Skubala 2012	n.a.	gombaevő	Schneider és mtsai 2004
<i>Pergalumna altera</i>	ivaros	nincs irodalom	0.53 $\pm$ 0.23	mindenevő?	* Schneider és mtsai 2003
<i>Pilogalumna crassiclava</i>	ivaros	Skubala 2012	0.50 $\pm$ 0.18	mindenevő?	* Schneider és mtsai 2004
<i>Ramusella fasciata</i>	ivaros	nincs irodalom	0.55 $\pm$ 0.21	mindenevő	* Schneider és mtsai 2004
<i>Rhinoppia obsoleta</i>	ivaros	Skubala 2012	0.48 $\pm$ 0.23	mindenevő	* Schneider és mtsai 2004
<i>Scheloribates laevigatus</i>	ivaros	Cianciolo és Norton 2006	0.56 $\pm$ 0.22	gombaevő	Schneider és mtsai 2004
<i>Sellnickochthonius suecicus</i>	ivartalan	Cianciolo és Norton 2006	n.a.	gombaevő?	* Farska és mtsai 2014 (Luxton 1972)
<i>Spatiodamaeus verticillipes</i>	ivaros?	Miko és Mourek 2008	n.a.	gombaevő	Farska és mtsai 2014 (Schneider és mtsai 2004)
<i>Steganacarus carinatus</i>	ivaros	Mumladze és mtsai 2015	n.a.	detritívór	Schatz 1983
<i>Suctobelbella carcharodon</i>	ivartalan	Cianciolo és Norton 2006	n.a.	mindenevő	* Farska és mtsai 2014 (Schneider és mtsai 2004)
<i>Suctobelbella sarekensis</i>	ivartalan	Farska és mtsai 2014	n.a.	mindenevő	Farska és mtsai 2014 (Schneider és mtsai 2004)
<i>Suctobelbella subcornigera</i>	ivartalan	Cianciolo és Norton 2006	n.a.	mindenevő	Farska és mtsai 2014 (Schneider és mtsai 2004)
<i>Tectocephus sarekensis</i>	ivartalan	Cianciolo és Norton 2006	n.a.	detritívór	Schneider és mtsai 2004
<i>Tectocephus velatus</i>	ivartalan	Mumladze és mtsai 2015	n.a.	detritívór	Schneider és mtsai 2004
<i>Zetorchestes falzonii</i>	ivaros	Lienhard és mtsai 2013	0.60 $\pm$ 0.13	gombaevő	Schatz 1983

## II/B Fűggelék

A három erdőben talált páncélosatka fajok listája, a teljes vizsgálat alatt mért viszonylagos abundancia értékükkel.

relatív abundancia	Csertölgyavar	relatív abundancia	Csertölgyavar
0,00%	<i>Arthrodamaeus pusillus</i> (Berlese, 1910)	0,05%	<i>Oribatula tibialis</i> (Nicolet, 1885)
0,00%	<i>Autogneta longilamellata</i> (Michael, 1885)	0,30%	<i>Oxyoppioides decipiens</i> (Paoli, 1908)
3,17%	<i>Brachychthonius impressus</i> (Moritz, 1976)	0,00%	<i>Pergalumna altera</i> (Oudemans, 1915)
0,05%	<i>Carabodes coriaceus</i> (CL Koch, 1863)	0,12%	<i>Phthiracarus longulus</i> (Koch, 1841)
2,21%	<i>Ceratozetes gracilis</i> (Michael, 1884)	0,07%	<i>Protoribates capucinus</i> (Berlese, 1908)
0,06%	<i>Chamobates pusillus</i> (Berlese, 1895)	0,00%	<i>Quadroppia monstrosa</i> (Hammer, 1979)
1,14%	<i>Cultroribula bicultrata</i> (Berlese, 1905)	0,05%	<i>Quadroppia quadricarinata</i> (Michael, 1885)
0,01%	<i>Cymbaeremeus cymba</i> (Nicolet, 1855)	5,60%	<i>Ramusella fasciata</i> (Paoli, 1908)
0,10%	<i>Damaeus</i> ( <i>Damaeus</i> ) <i>auritus</i> (Koch, 1835)	3,55%	<i>Rhinoppia obsoleta</i> (Paoli, 1908)
17,60%	<i>Dissorhina ornata</i> (Ousemans, 1900)	0,05%	<i>Rhysotritia ardua</i> (Koch, 1841)
0,03%	<i>Dorycranosus acutus</i> (Pschorn-walcher, 1951)	0,04%	<i>Sellnickochthonius hungaricus</i> (Balogh, 1943)
1,29%	<i>Eniochthonius minutissimus</i> (Berlese, 1904)	0,47%	<i>Sellnickochthonius suecicus</i> (Forsslund, 1942)
0,00%	<i>Eueremaeus oblongus</i> (Koch, 1836)	0,29%	<i>Spatiodamaeus verticillipes</i> (Nicolet, 1855)
0,05%	<i>Galumna lanceata</i> (Oudemans, 1900)	3,11%	<i>Steganacarus carinatus pulcherrima</i> (Berlese, 1887)
0,10%	<i>Gymnodamaeus bicostatus</i> (Koch, 1835)	0,27%	<i>Suctobelba reticulata</i> (Moritz, 1970)
0,16%	<i>Hypochthonius rufulus</i> (Koch, 1835)	0,01%	<i>Suctobelbella arcana</i> (Moritz, 1970)
0,03%	<i>Liacarus subterraneus</i> (Koch, 1844)	0,10%	<i>Suctobelbella carcharodon</i> (Moritz, 1966)
0,01%	<i>Liebstadia humerata</i> (Sellnick, 1928)	0,00%	<i>Suctobelbella nasalis</i> (Forsslund, 1941)
4,38%	<i>Liochthonius brevis</i> (Michael, 1888)	0,13%	<i>Suctobelbella sarekensis</i> (Forsslund, 1941)
23,52%	<i>Liochthonius horridus</i> (Michael, 1888)	13,52%	<i>Suctobelbella subcornigera</i> (Forsslund, 1941)
0,01%	<i>Liochthonius strenzkei</i> (Forsslund, 1963)	0,15%	<i>Suctobelbella subtrigona</i> (Oudemans, 1900)
10,10%	<i>Metabelba pulverosa</i> (Strenzke, 1953)	0,02%	<i>Tectocephus minor</i> (Berlese, 1903)
0,02%	<i>Micreremus brevipes</i> (Michael, 1888)	0,18%	<i>Tectocephus sarekensis</i> (Tragårdh, 1910)
0,02%	<i>Microppia minus</i> (Paoli, 1908)	0,03%	<i>Tectocephus velatus</i> (Michael, 1880)
0,02%	<i>Nothrus anauniensis</i> (Canestrini, Fanzago, 1876)	0,00%	<i>Trichoribates trimaculatus</i> (Koch, 1835)
0,53%	<i>Oppia denticulata</i> (G. & R. Canestrini, 1882)	0,03%	<i>Xenillus tegeocranus</i> (Hermann, 1804)
4,61%	<i>Oppiella nova</i> (Oudemans, 1902)	2,67%	<i>Zetorchestes falzonii</i> (Coggi, 1898)

relatív abundancia	Erdei fenyőávar	relatív abundancia	Erdei fenyőávar
0,14%	<i>Adoristes ovatus</i> (Koch, 1839)	0,60%	<i>Multiopppia glabra</i> (Mihelcic, 1955)
0,01%	<i>Autogneta longilamellata</i> (Michael, 1885)	27,98%	<i>Oppiella nova</i> (Oudemans, 1902)
1,12%	<i>Berniniella bicarinata</i> (Paoli, 1908)	0,11%	<i>Oribatula tibialis</i> (Nicolet, 1885)
0,09%	<i>Brachychthonius</i> sp. nov.	4,45%	<i>Pergalumna altera</i> (Oudemans, 1915)
0,08%	<i>Camisia spinifer</i> (Koch, 1836)	0,04%	<i>Phthiracarus laevigatus</i> (Koch, 1841)
0,04%	<i>Carabodes areolatus</i> (Berlese, 1916)	0,30%	<i>Phthiracarus longulus</i> (Koch, 1841)
0,12%	<i>Carabodes coriaceus</i> (Koch, 1863)	0,03%	<i>Pilogalumna crassiclava</i> (Berlese, 1914)
0,03%	<i>Chamobates voigtsi</i> (Oudemans, 1902)	0,02%	<i>Poecilochthonius spiciger</i> (Berlese, 1910)
19,66%	<i>Dissorhina ornata</i> (Oudemans, 1900)	0,01%	<i>Quadroppia quadricarinata</i> (Michael, 1885)
0,00%	<i>Epilohmannia minima</i> (Schuster, 1960)	0,00%	<i>Ramusella clavipectinata</i> (Michael, 1885)
0,01%	<i>Eremaeus hepaticus</i> (Koch, 1835)	0,03%	<i>Ramusella fasciata</i> (Paoli, 1908)
0,01%	<i>Eueremaeus oblongus</i> (Koch, 1835)	0,23%	<i>Rhysotritia ardua</i> (Koch, 1841)
0,01%	<i>Eupelops tardus</i> (Koch, 1835)	0,01%	<i>Sellnickochthonius hungaricus</i> (Balogh, 1943)
0,01%	<i>Eupelops torulosus</i> (Koch, 1835)	2,05%	<i>Sellnickochthonius suecicus</i> (Forsslund, 1942)
0,02%	<i>Fosseremus laciniatus</i> (Berlese, 1905)	0,04%	<i>Spatiodamaeus verticillipes</i> (Nicolet, 1855)
0,09%	<i>Furcoribula furcillata</i> (Nordenskiöld, 1901)	0,00%	<i>Steganacarus carinatus pulcherrima</i> (Berlese, 1887)
0,00%	<i>Galumna lanceata</i> (Oudemans, 1900)	0,02%	<i>Subiasella quadrimaculata</i> (Evans, 1952)
0,00%	<i>Haplochthonius simplex</i> (Willmann, 1930)	0,11%	<i>Suctobelba regia</i> (Moritz, 1970)
0,01%	<i>Kunstidamaeus tecticola</i> (Michael, 1888)	0,02%	<i>Suctobelbella carcharodon</i> (Moritz, 1966)
22,21%	<i>Liochthonius brevis</i> (Michael, 1888)	2,09%	<i>Suctobelbella sarekensis</i> (Forsslund, 1941)
0,00%	<i>Liochthonius horridus</i> (Michael, 1888)	10,01%	<i>Suctobelbella subcornigera</i> (Forsslund, 1941)
0,01%	<i>Liochthonius perelegans</i> (Moritz, 1976)	0,01%	<i>Suctobelbella subtrigona</i> (Oudemans, 1900)
0,05%	<i>Metabelba propexa</i> (Kulczynski, 1902)	0,01%	<i>Tectocephus sarekensis</i> (Tragårdh, 1910)
3,39%	<i>Metabelba pulverosa</i> (Strenzke, 1953)	1,56%	<i>Tectocephus velatus</i> (Michael, 1880)
3,06%	<i>Microppia minus</i> (Paoli, 1908)	0,01%	<i>Xenillus tegeocranus</i> (Hermann, 1804)
0,09%	<i>Moritzoppia keilbachi</i> (Moritz, 1969)		



relatív abundancia	Fehér akácavár	relatív abundancia	Fehér akácavár
0,00%	<i>Brachychthonius impressus</i> (Moritz, 1976)	0,00%	<i>Protoribates capucinus</i> (Berlese, 1908)
1,53%	<i>Dissorhina ornata</i> (Oudemans, 1900)	6,28%	<i>Ramusella fasciata</i> (Paoli, 1908)
1,29%	<i>Eupelops tardus</i> (Koch, 1835)	7,16%	<i>Rhinoppia obsoleta</i> (Paoli, 1908)
3,09%	<i>Fosseremus laciniatus</i> (Berlese, 1905)	8,11%	<i>Scheloribates laevigatus</i> (Koch, 1835)
0,00%	<i>Gymnodamaeus bicostatus</i> (Koch, 1835)	0,02%	<i>Sellnickochthonius cricoides</i> (Weis-Fogh, 1948)
0,00%	<i>Haplochthonius simplex</i> (Willmann, 1930)	0,05%	<i>Sellnickochthonius immaculatus</i> (Forsslund, 1942)
0,01%	<i>Liebstadia similis</i> (Michael, 1888)	0,04%	<i>Sellnickochthonius rostratus</i> (Jacot, 1936)
0,05%	<i>Liochthonius brevis</i> (Michael, 1888)	0,03%	<i>Sellnickochthonius suecicus</i> (Forsslund, 1942)
0,01%	<i>Liochthonius horridus</i> (Michael, 1888)	0,01%	<i>Steganacarus carinatus pulcherrima</i> (Berlese, 1887)
1,74%	<i>Liochthonius simplex</i> (Forsslund, 1942)	0,02%	<i>Suctobelbella arcana</i> (Moritz, 1970)
34,36%	<i>Metabelba papillipes</i> (Nicolet, 1855)	2,97%	<i>Suctobelbella carcharodon</i> (Moritz, 1966)
0,00%	<i>Micreremus brevipes</i> (Michael, 1888)	1,08%	<i>Suctobelbella nasalis</i> (Forsslund, 1941)
0,02%	<i>Microzetorchestes emryi</i> (Coggi, 1898)	10,68%	<i>Suctobelbella sarekensis</i> (Forsslund, 1941)
0,82%	<i>Oppia denticulata</i> (G. & R. Canestrini, 1882)	8,11%	<i>Suctobelbella subcornigera</i> (Forsslund, 1941)
0,46%	<i>Oppiella nova</i> (Oudemans, 1902)	0,12%	<i>Suctobelbella subtrigona</i> (Oudemans, 1900)
3,47%	<i>Pergalumna altera</i> (Oudemans, 1915)	1,43%	<i>Tectocephus sarekensis</i> (Tragårdh, 1910)
6,83%	<i>Pilogalumna crassiclava</i> (Berlese, 1914)	0,02%	<i>Tectocephus velatus</i> (Michael, 1880)
0,18%	<i>Poecilochthonius spiciger</i> (Berlese, 1910)		

### III/A Függelék

A 4. részben felhasznált adatsorok irodalmi forrásai kategóriánként. Fel van tüntetve, hogy az adott publikációból mennyi természetes (nem zavart) élőhelyet használtunk fel, és hogy ezekből hány darab összehasonlítható párt hoztunk létre. A megjegyzések a publikációkban szereplő élőhelyek elnevezéseit és az esetleges összevonási műveleteket mutatják be.

Élőhelyek	Források	természetes élőhelyek	össze- hasonlítások	Megjegyzések
<b>Alminta</b>	nem publikált adataim	9	9	3 alminta 3 fás társulásból
<b>Minta</b>	Weis-Fogh 1948	13	8	minták az M, S-M, H és R jelű mezőkről
	Luxton 1967	12	46	minták a Juncetum és Festucetum élőhelyekről
<b>Erdő-</b>	Aoki, 1961	2	1	Quercus és Pinus erdők
<b>Erdő</b>	Kaneko és Takeda 1984	2	1	Dombtető és domb alja
	Migliorini és mtsai 2002	2	1	bükkerdő és tölgyelegyes sarjerdő
	Lindo és Visser 2004	2	1	érintetlen állományok
	Taylor és Wolters 2005	2	1	kontroll talajminták
	Sylvain és Buddle 2010	4	6	az avar és a talajminták egyesítve
	Minor 2011	3	3	egyesített talajminták
	Gan 2013	4	6	avar és talajminták egyesítve
	Lehmitz 2014	6	15	fás társulások
	Murvanidze 2013	3	3	kontroll erdők
	Huhta és mtsai 2012	3	3	az ültetett állományokat kivettük
<b>Mező-</b>	Weis-Fogh 1948	10	45	I-VII, M, S-M, R, H jelű füves élőhely
<b>Mező</b>	Ibarra és mtsai 1965	2	1	két legelő
	Luxton 1967	2	1	Juncetum és Festucetum élőhelyek
	Migliorini és mtsai 2002	2	1	füves élőhely és csarabos
	Lehmitz 2014	2	1	mocsári és füves élőhely
	Murvanidze 2013	2	1	kontroll füves élőhelyek
	Wissuwa és mtsai 2013	3	3	régi felhagyott szántók, 1-3-as site-ok
<b>Erdő-</b>	Lehmitz 2013	6+2	12	l. fent
<b>Mező</b>	Murvanidze 2013	3+2	6	l. fent
	Migliorini és mtsai 2002	2+2	4	l. fent

### III/B Függelék

A 4. részben felhasznált adatsorok irodalmi forrásai kategóriánként. Fel van tüntetve, hogy az adott publikációból mennyi természetes és zavart élőhelyet használtunk fel, és hogy ezekből hány darab összehasonlítható párt hoztunk létre. A megjegyzések a publikációkban szereplő élőhelyek elnevezéseit és az esetleges összevonási műveleteket mutatják be.

Élőhelyek	Források	természetes élőhelyek	zavart élőhelyek	összehason- lítások	Megjegyzések
<b>Agrárterület- Erdő</b>	Miko 1993	2	1	2	szántó, szántó melletti nyáras és egyéb fás társulás
	Luptáčik és Mikliosova 2002	1	3	3	szántók és fűz fasor
	Arroyo és mtsai 2005	7	5	35	művelt területek (kivéve a veteményes kert) és fás társulások
	Osler és Murphy 2005	3	3	3	a két időpont egyesítve
	Minor és Cianciolo 2007	3	1	3	szántók és fás társulások
	Arroyo és Iturrondobeitia 2007	3	2	8	kivéve a veteményes kert és a „waste land”
	Luptáčik és mtsai 2012	1	3	3	szántók és fűzfásor
<b>Agrárterület- Mező</b>	Miko 1993	1	1	1	szántó és nedves rét
	Arroyo és mtsai 2005	4	5	20	fűves élőhely, legelő és szántó a veteményeskert nélkül
	Minor és Cianciolo 2007	1	1	1	szántó és fűves élőhely
	Arroyo és Iturrondobeitia 2007	1	2	2	szántó és fűves élőhely
	Zaitsev és mtsai 2006	3	1	3	szántók és több mint 29 éve felhagyott szántók
	Vasiliu és Mihailescu 1989	1	3	3	Bazna vs. Tîrnăvioara, Axente Sever, Micăsasa élőhelyek, Pb, Zn, Cd, SO <sub>2</sub> -szennyezés
<b>Nehézfém- szennyezés</b>	Zaitsev és Krivolutzkij 1999	1	1	1	1-es vs 9-es site-ok, vasipari üzem
	Zaitsev és van Straalen 2001	1	1	1	1-es vs 4-es site-ok, vasipari üzem
	Migliorini és mtsai 2005	2	3	6	A,B,C vs. D,E site-ok, ólomszennyezés
	Caruso és mtsai 2009	1	1	1	az erősen és mérsékelten Pb és Cu szennyezett minták külön-külön összevonva
	Corral-Hernandez és Iturrondobeitia 2012	4	2	8	a 2001-es és 2002-es év összevonva ipari terület vs. legelő vs. természetes gyepélőhely
	Murvanidze és mtsai 2013	2	3	6	D2, D3, D4 vs. CM1, CM2 site-ok, mangánérc bánya
<b>Erdészet</b>	Lindberg és Persson 2004	1	2	2	kontroll vs. folyékony és szilárd trágyával kezelt site-ok
	Lindo és Visser 2004	2	2	2	kontroll vs. tarvágott területek
	Déchêne és Buddle 2009	1	4	4	kontroll vs vágott erdei élőhelyek
	Berch és mtsai 2007	1	3	3	kontroll vs vágott, égetett élőhelyek